



ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

3593

ARCHIVES  
DE  
**ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE**  
ET GÉNÉRALE

HISTOIRE NATURELLE — MORPHOLOGIE — HISTOLOGIE  
ÉVOLUTION DES ANIMAUX

FONDEES PAR  
HENRI de LACAZE-DUTHIERS .

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE  
G. PRUVOT ET E.-G. RACOVITZA  
PROFESSEUR A LA SORBONNE DOCTEUR ÈS-SCIENCES  
DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO SOUS-DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

---

CINQUIÈME SÉRIE

TOME HUITIÈME

---

PARIS  
LIBRAIRIE ALBERT SCHULZ

3, PLACE DE LA SORBONNE, 3

—  
Tous droits réservés

—  
1911-1912





# TABLE DES MATIÈRES

## du tome huitième de la cinquième série

(746 pages, XXIV planches, 211 figures)

---

### *Notes et Revue*

(4 numéros, CXXIV pages, 77 figures)

*Voir la Table spéciale des matières à la page CXXIV*

---

### *Fascicule 1*

(Paru le 25 Mai 1911)

- M. BEZZI. — Diptères (1<sup>re</sup> série) suivi d'un Appendice sur les Diptères cavernicoles recueillis par le Dr Absolon dans les Balkans. *Biospeologica* XX (avec 23 fig. dans le texte).....

### *Fascicule 2*

(Paru le 8 Juin 1911)

- P. PORTIER. — Recherches physiologiques sur les Insectes aquatiques (avec 68 figures dans le texte et pl. I à IV)..... 39

### *Fascicule 3*

(Paru le 20 Juillet 1911)

- A. BONNET. — Description des Gamasides cavernicoles récoltés par A. Viré. *Biospeologica* XXI. (avec pl. V à VII)..... 381

### *Fascicule 4*

(Paru le 2 Septembre 1911)

- E. LE DANOIS. — Description d'un embryon de *Grambus griseus* Gray. (avec 8 fig. dans le texte et pl. VIII et IX)..... 399

### *Fascicule 5*

(Paru le 18 Octobre 1911)

- B. COLLIN. — Étude monographique sur les Acinétiens. — I. Recherches expérimentales sur l'étendue des variations et les facteurs tératogènes (avec 30 fig. dans le texte et pl. X et XI)..... 421

## TABLE DES MATIÈRES

### *Fascicule 6*

(Paru le 12 Novembre 1911)

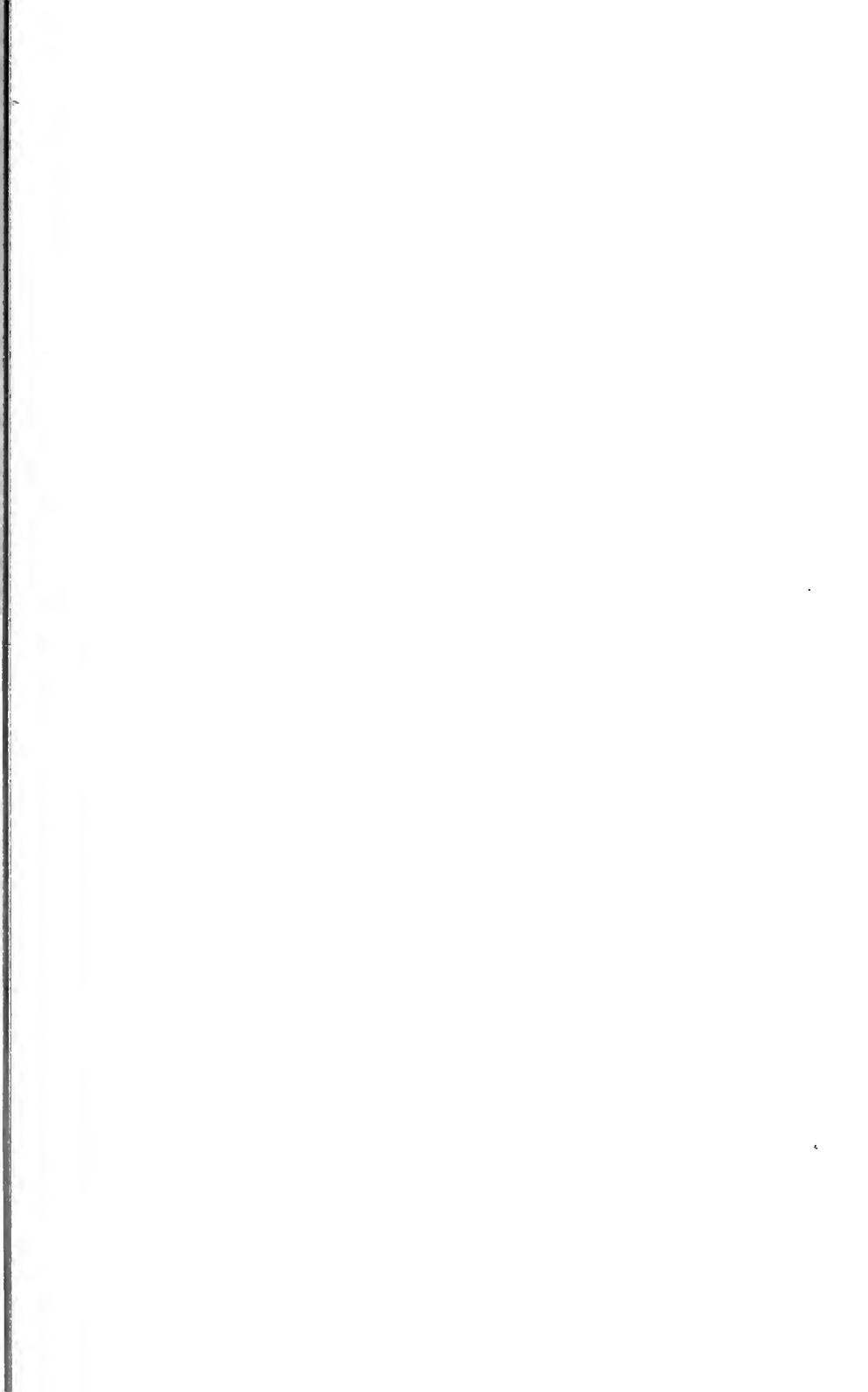
- L. CHEVRETON et F. VLÈS. — La cinématographie de l'Oursin (*Paracentrotus lividus* Lk) et ses applications à la mécanique de la segmentation (avec 5 fig. dans le texte et pl. XII à XVII)..... 449

### *Fascicule 7*

(Paru le 15 Janvier 1912)

- L. TRAGÅRDH. — Acari (1<sup>re</sup> series). **Biospeologica** XXII (avec pl. XVIII à XXIV)..... 519

- INDEX ALPHABÉTIQUE DES MATIÈRES ..... 621





# ARCHIVES

DE

## ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT

ET

E. G. RACOVITZA

Professeur à la Sorbonne  
Directeur du Laboratoire Arago

Docteur es sciences  
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

---

5<sup>e</sup> Série T. VIII.

NOTES ET REVUE

1911. N<sup>o</sup> 1.

---

### I

#### UEBER DIE PIGMENTE VON *STRONGYLOCENTROTUS DROEBACHIENSIS*

VON S. ÄWERINZEW

Privatdozent an der Universität St. Petersburg.

Beim Studium der Verbreitung wirbelloser Tiere im Kolaffjord erweckte mein Interesse unter anderem die Erscheinung einer „Schutzfärbung“, welche äusserst häufig und in sehr scharfer Form bei verschiedenen Vertretern der Meeresfauna angetroffen wird. Besonders interessant erwiesen sich in dieser Hinsicht die Stellen des Meeresgrundes in der Umgebung der biologischen Station an der Murmanküste, welche mit Lithothamnionalgcn bedeckt sind (*Lithothamnion glaciale*, *L. tophiforme*, *L. polymorphum*, *L. varians* etc.).

Ein beträchtlicher Teil der Vertreter der Fauna dieser Stellen weist eine Färbung auf, die an die Färbung der erwähnten Algen erinnert: hier werden angetroffen die roten *Fonicella marmorea*,

*Ophiopholis aculeata*, *Strongylocentrotus droebachiensis*, *Socarnes vahli*, *Hippolyte* und eine Reihe anderer Formen, die mehr oder weniger scharf in verschiedenen Abstufungen von Rot gefärbt sind<sup>1</sup>. Indem ich mich bemühte die Ursachen zu ergründen, welche eine derartige Färbung bedingen, kam ich allmählich zum Resultat, dass die „Schutzfärbung“ sehr häufig nicht die Rolle im Kampfe ums Dasein spielt, welche ihr gewöhnlich zugeschrieben wird; das Auftreten der „Schutzfärbung“ kann desgleichen nicht immer so, wie es angenommen ist, erklärt werden.

Einerseits wählen einige Tiere, die mit Sehorganen versehen sind, gleichsam kraft einer „Gewöhnung“ eine gewisse Umgebung, eine gewisse Farbe, andererseits sind die Tiere, welche dieser Fähigkeit entbehren, bei der Annahme einer Färbung in Abhängigkeit gestellt, teilweise unmittelbar von der sie umgebenden Mitte, teilweise von Stoffwechselprozessen, die in ihren Geweben vor sich gehen.

Nachdem ich die Nahrung verschiedener Arten der Lithothamnionfauna untersucht hatte, kam ich zum Schluss, dass recht viele derselben sich von Algen nähren, die an diesen Stellen gleichfalls rot gefärbt sind. Diese Beobachtung gestattete die Annahme, dass wenigstens bisweilen die Färbung der genannten Tiere von der Färbung der Pflanzen abhängig sein kann, welche ihnen als Nahrung dienen<sup>2</sup>.

Besonders interessant erwies sich in dieser Hinsicht der einzige Vertreter der regulären Seeigel, welcher massenhaft im Kolafjord angetroffen wird, nämlich *Strongylocentrotus droebachiensis*. Die Färbung dieses Seeigels variiert ungemein von einer hellen grün-gelben bis zu einer dunklen violet-roten. Stets können zwei Exemplare von *Str. droebachiensis* gefunden werden, deren Färbung dermaßen verschieden ist, dass ein unerfahrener Beobachter gewöhnlich dieselben nicht als Vertreter einer Art anerkennen möchte.

Bei einer aufmerksameren Beobachtung der Ausbreitung zweier verschieden gefärbter Formen von *Str. droebachiensis* auf dem Meeresgrunde, kann ohne Mühe ein vollkommener Zusammenhang

<sup>1</sup> Conf. S. AWERINZEW, Internat. Revue der gesamt. Hydrobiol. und Hydrographie. Bd. II, 1909.

<sup>2</sup> Conf. MELDOLA, Proc. Zool. Soc. London 1873. — P. PODIAPOLSKY, Zool. ANZ. 31. — N. BELOUSOFF, Arbeiten der Naturforscherges. in Charkow, 41. — Tower, University of Chicago decennial public. X, 1903.



der Färbung mit dem Fundort festgestellt werden: die roten Exemplare werden auf Lithothamniongrund, die grün-gelben auf Schlamm- oder Steingrund angetroffen. Bisweilen werden freilich gleichsam Ausnahmen dieses Verhaltens beobachtet; ich habe mich jedoch überzeugen können, dass dieses Verhalten durch Wanderung der Seeigel, durch Fortkriechen von einer Stelle auf andere bedingt ist. Zunächst bemühte ich mich, nach Feststellung der erwähnten Tatsache, die Variation der Färbung eines Seeigel-exemplars in Abhängigkeit von äusseren Bedingungen zu verfolgen. In den Aquarien der biologischen Station an der Murman-küste lebten *Strongylocentrotus* bei mir bisweilen recht lange über 2-3 Wochen; sobald sich in denselben scharf im rötlichen Farbenton gefärbte Exemplare befanden, blassten dieselben stets allmählich in den Aquarien ab und verloren ihre scharfe Färbung. Derartige Versuche habe ich mehrfach an den Seeiegeln unter normalen Verhältnissen — im Meere — angestellt und auch hier eine allmähliche Einbusse der Farbe bei den rötlichen *Str. droebachiensis* beobachten können. Den umgekehrten Versuch habe ich nicht ausführen können, da derselbe viel schwieriger ist; er gelingt gar nicht unter künstlichen Bedingungen — im Aquarium. Diese vorläufig unvollständigen Beobachtungen lassen übrigens bei mir keine Zweifel übrig, dass dasselbe Seeigelexemplar sowohl gelblich-grün als auch rötlich in Abhängigkeit von den Bedingungen seines Aufenthaltsorts oder richtiger von den Farbstoffen der Nahrung sein kann. Hieraus ergibt sich natürlich die Frage über die Pigmente von *Str. droebachiensis*. Auf meine Veranlassung unternahm es J. J. SOKOLOFF<sup>1</sup> die Pigmente eines anderen Vertreters der Echinodermen, welcher desgleichen massenweise auf Lithothamniongrund angetroffen wird und desgleichen vorwiegend rötlich gefärbt ist — nämlich von *Ophiopholis* zu untersuchen. Leider sind diese Untersuchungen nicht zu Ende geführt und ergaben nicht die gewünschte Vollständigkeit der Resultate, zum Teil in Folge der Unmöglichkeit eine spektroskopische Untersuchung der Pigmente auszuführen.

Wie bei *Ophiopholis aculeata*, so sind auch bei *Str. droebachiensis* zwei Pigmentgruppen vorhanden: die eine enthält in Wasser unlösliche, die andere in Wasser lösliche Pigmente. Die nicht

<sup>1</sup> J. SOKOLOFF, Trav. Soc. Natur. Saint-Petersbourg. Vol. 31, Lief. 1, 1908.

zahlreichen von mir an der ersten Gruppe der Pigmente angestellten Reaktionen, sowie die Untersuchungen von SOKOLOFF, als auch die früheren Arbeiten von MERESCHKOWSKI, KRÜKENBERG, MAC MUNN, HEIM, GRIFFITHS und WARREU über die Pigmente anderer Echinodermata erweisen klar, dass hier die Gruppe der sogenannten Lipochrome vorliegt. In diesen Pigmenten sowohl von *Strongylocentrotus*, als auch von *Ophiopholis* erkenne ich abgeänderte pflanzliche Pigmente aus der Gruppe des Karotins und Xanthins. Bei Einwirkung von Schwefelsäure auf den Pigmentniederschlag aus einer Aetherlösung wird gewöhnlich keine blaue für die Lipochrome charakteristische Färbung, sondern eine grünliche erhalten, welches Verhalten meiner Meinung nach durch eine Entstehung von in Wasser unlöslichen Pigmenten erklärt werden kann. Die übrigen für Lipochrome charakteristischen Reaktionen gelangen auch bei den untersuchten Pigmenten gut; alle diese Reaktionen entsprechen vollkommen denjenigen von Karotin und Xanthin.

Interessanter wären die Reaktionen der in Wasser löslichen Pigmente, doch sind teilweise die Mittel ihrer Analyse noch wenig bearbeitet, teilweise war diese durch den Mangel eines Spektroskops erschwert. Doch auch hier weist die grüne Färbung bei Einwirkung von Aetskali sowie das Wiederauftreten einer Rosa-farbe bei einer Neutralisation der Lösung mittelst Schwefelsäure auf eine Verwandtschaft der Pigmente der Algen mit denjenigen der *Echinodermata* hin.

Die pflanzlichen Pigmente, welche mit der Nahrung in den Darm der *Echinodermata* gelangen, dringen bei dem Verdauungsprozess in die Leibeshöhle ein, färben verschiedene Gewebe und werden schliesslich in der Haut abgelagert. Etwas ähnliches finden wir z. B. im Pigment der grünen Austern, welche nach RAY LANCASTER, PELSENER und DE BRUYNE aus den Farbstoffen von *Navicula*, welche diesen Austern als Nahrung dienen, entstehen<sup>1</sup>.

Nach der Untersuchung von Schnitten durch die Körperwand decalkinierter sowohl rötlich-violetter als auch grünlich-gelber

<sup>1</sup> E. R. LANCASTER, Quart. Journ. Micr. Sc. Bd 26, 1886. — P. PELSENER, Bull. Soc. Malac. Belge. Bd. 27, 1892. — DE BRUYNE, Arch. de Biol. Bd 14, 1886.

Es ist interessant, dass WESENBURG-LAND ("Grundtraeckene: Ferskvandplanktonets Biologi og Geographi", Imer, 1909) die gelb-rote Färbung der Copepoden und anderer Planktonorganismen desgleichen in Abhängigkeit stellt von den gelb-roten Oeltropfen der jenen zur Nahrung dienenden Diatomeen und Flagellaten

*Strongylocentrotus droebachiensis* bin ich zum Schluss gelangt, dass in den Hautzellen derselben stets eine beträchtliche Anzahl krystallinischer Einschlüsse vorhanden ist, welche keine geringe Rolle bei ihrer Färbung spielen. Im Falle einer Dekalcinierung der Seeigel ist natürlich nicht zu erwarten, dass bei denselben sämtliche in den Zellen ihrer Hautdecken enthaltenen Einschlüsse erhalten bleiben, doch auch dann lässt es sich behaupten, dass die grünlich-gelbe Färbung von *Str. droebachiensis* von verschiedenartigen Exkretgebilden abhängt, welche in der Haut mit den Amöbocyten angetroffen werden. Derartige Fälle einer Pigmentierung stellen desgleichen nichts Besonderes dar, wovon ich mich bei Untersuchung verschiedener *Polychaeta* habe überzeugen können. Zu gleichen Schlüssen über die Pigmentierung der Haut der Capitelliden ist bereits vor längerer Zeit EISIG gelangt, welcher die Ablagerung von Exkreten in ihr beobachtete<sup>1</sup>.

Zwecks weiterer Klarstellung dieser Fragen versuchte ich die Resultate der Injektionen von Karmin Tusche, Indigokarmin unter anderem sowohl in die Körperhöhle als auch in den Darm von *Str. droebachiensis* zu untersuchen. Die Lösungen dieser Substanzen wurden teils in destilliertem Wasser, teils in Seewasser in der gewöhnlichen Konzentration gemacht und mit Hilfe einer Pravay'schen Spritze dem Seeigel injiziert, jedes Mal in beträchtlicher Menge.

A. KOWALEVSKY hat als erster Versuche mit Karmininjektion in das Wassergefässsystem und in die Körperhöhle einiger *Echinodermata* angestellt<sup>2</sup>. Bei *Echinus microtuberculatus* und *Str. lividus* führte er den Farbstoff nur in die Körperhöhle ein und gelangte zum Schluss, dass bei ihnen (nur bei einigen der zu den Versuchen genommenen Exemplaren) nur die sogenannte Ovoiddrüse von KÖHLER mit Karmin impregniert wird. Später wiederholte dieselben Versuche CUÉNOT<sup>3</sup>. Nach diesem Forscher sind bei Seeigeln zwei Arten von Nephrocyten vorhanden: 1. „Indigo-Nephrocyten“, die von einem Teil des Darmepithels präsentiert werden, und 2. Karmin-Nephrocyten, die Zellen des Körperhöhlenepithels, sowie der

<sup>1</sup> H. EISIG. Die Capitelliden in: Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 1887.

Conf. desgleichen FAUSSEK. Mém. Ac. Sc. Saint-Petersbourg. VIII, Sér. I. 24, N° 3. Nach den Untersuchungen dieses Autors ist die Färbung des Abdomens bei Spinnen teilweise von Ablagerungen des Exkretproduktes Guanin, „in den oberflächlichen Zellen der Darmsacke“ (in der Leber) usw. .... bedingt.

<sup>2</sup> A. KOWALEVSKY, Biol. Zentralbl. IX, 1889.

<sup>3</sup> L. CUÉNOT. Arch. Zool. exp. Vol. 9, 1901.

perilakunären und ambulakralen Gefässe, und einige freie Amöbocyten.

In meinen Versuchen der Injektion von Farbstoffen interessierten mich hauptsächlich die Resultate, welche nach Injektion von Tusche und ammoniakalischem Karmin in die Körperhöhle und in den Darm von *Str. droebachiensis* erhalten wurden, da Indigo-Karmin in speziellen Darmzellen abgelagert wird und da diese Ergebnisse für eine Lösung der sich mir vorstellenden Frage vollkommen zwecklos waren. Die Injektion von Tusche sowohl in die Körperhöhle als auch in einigen Fällen in den Darmkanal der Seeigel ergab schliesslich Resultate, die denjenigen nach Karmininjektion im allgemeinen gleich kamen. Zwei bis drei Tage nach der Injektion konnte bei aufmerksamer Beobachtung der Oberfläche von *Str. droebachiensis* mittelst einer Lupe (natürlich nur an gelblich-grünen Exemplaren) die Anwesenheit an verschiedenen Stellen einer unbedeutenden Menge des Farbstoffes (Karmin oder Tusche) wahrgenommen werden. In den Fällen, wenn Ammoniakkarmin zusammen mit Tusche eingeführt wurde, maskierte ersteres die Anwesenheit der letzteren. Besonders scharf trat die Färbung auf der peristomalen Oberfläche des Seeigels in den sogenannten Kiemen auf, die von dem Farbstoffe gleichsam dicht angefüllt erschienen. Die injizierten Seeigel, welche ich in Aquarien mit fliessendem Wasser untergebracht hatte, lebten ausgezeichnet weiter, infolgedessen ich mehrfach die Injektion nach 6-10 Tagen an denselben Exemplaren wiederholte. Niemals beobachtete ich jedoch bei ihnen eine intensive Verstärkung der Färbung der Oberfläche; ungeachtet dessen glaube ich jedoch, dass bei einer mehrfachen Tuscheinjektion im Verlaufe mehrerer Wochen eine Verstärkung der Färbung erzielt werden kann<sup>1</sup>.

Bei aufmerksamer Untersuchung der Hautkiemen bei den injizierten Seeigeln mit Hilfe einer Lupe, konnte ich auf ersteren einen rötlichen Schleim wahrnehmen, welcher sich leicht mittelst eines feinen Pinsels abwaschen liess. Dieser Schleim besteht nun aus Wanderzellen, welche mit ammoniakalischem Karmin beladen durch die Kiemenwandungen nach aussen wandern.

<sup>1</sup> Die Seeigel lebten bei mir nicht länger als 2  $\frac{1}{2}$  Wochen, infolgedessen ich an ihnen die Injektion nicht mehr als zwei Mal ausgeführt habe.

Auf Schnittserien durch eine Reihe injizierter Seeigel habe ich zunächst das allmähliche Eindringen der Tuscheiteilchen aus dem Darmraum in dessen Wandungen und weiter hin auch in die Körperhöhle feststellen können. In der Körperhöhlenflüssigkeit von *Strongylocentrotus* werden stets Wanderzellen angetroffen, die sowohl mit Farbstoffen, als auch mit körnig-krystallinischen Einschlüssen angefüllt sind. Es ist nun sehr wahrscheinlich, dass diese Wanderzellen verschiedenartige Fremdkörper in sich aufnehmen und zwar nicht nur in der Körperhöhle, sondern direkt aus dem Darm, falls ihre Anteilnahme an dem Prozess der Nahrungsaufnahme bei den *Echinodermata* anerkannt wird.

Ich konnte mich von der Richtigkeit der Beobachtungen CÉNOT'S hinsichtlich der Aufnahme des Karmins nicht nur von den Amöbocyten, sondern auch von den Epithelzellen der Coelomhöhlen überzeugen. Die Amöbocyten dringen nicht nur in die Kiemen ein, sondern auch in die Haut der gesamten Oberfläche der Tiere; hierbei gelangen sie in einigen Fällen an die Oberfläche kommen hier um und entfernen hiermit aus dem Körper der Seeigel die Farbstoffe (Karmin, Tusche); bisweilen jedoch legen sie im Gegenteil diese Substanzen in der Bindegewebsschicht der Haut ab.

Die bei lebenden Seeigeln gemachten Beobachtungen sprechen für eine Ablagerung der Nahrungsfarbstoffe in der Haut analog der Ablagerung von Tusche und Karmin. Die wenig veränderten pflanzlichen Pigmente werden von den Amöbocyten in die Haut übertragen und hier allmählich an der Gesamtoberfläche der Seeigel nach aussen entfernt, wodurch der Verlust der Färbung von *Str. droebachiensis* bei Ueberführung derselben auf einen anderen Grund, in andere Ernährungsbedingungen erklärt wird.

Die Pigmente von *Strongylocentrotus* sind somit gleichsam zweierlei Herkunft: einerseits entstammen sie aus den Nahrungssubstanzen, andererseits sind sie Zerfallsprodukte — Endprodukte des Stoffwechsels.

Hinsichtlich der Natur der Pigmente führen mich alle meine bisher noch nicht abgeschlossenen Beobachtungen zum Schluss, dass dieselben im Tierreich entweder von aussen aufgenommene und wenig veränderte Substanzen, oder aber Zerfallsprodukte sind. Es ist natürlich schwer zu entscheiden, ob diese letzteren Zerfallsprodukte des Kernes oder des Protoplasma darstellen, allein

sowohl die Literaturangaben, als auch meine eigenen Beobachtungen weisen auf ihre Herkunft aus Zufallsprodukten der Kernsubstanzen hin.

Es kommen freilich Fälle vor, in denen angenommen werden kann, dass das Pigment das Sekret einiger Zellen drüsiger Herkunft ist, doch auch hier handelt es sich richtiger nicht um Sekrete sondern um Exkrete.

Meiner Meinung nach können wir uns in der Frage über die Pigmente bisher nicht von dem anthropomorphen Gesichtspunkt freimachen. Das Pigment ist nicht etwas an und für sich dem Organismus notwendiges, tritt im Organismus nicht mit einem voraus bestimmten Ziel auf — ihm eine bestimmte Färbung zu geben. Die Färbung ist bloss eine Erscheinung, welche andere, zu ganz anderen Zwecken im Organismus vorhandene Prozesse begleitet. Alles, was wir mit der Färbung in Verbindung setzen, ist später im Zusammenhang mit einer Reihe anderer Erscheinungen und Bedingungen ausgearbeitet worden.

(Aus dem zoologischen Laboratorium  
der kaisert. Akademie der Wissenschaften zu St. Petersburg.)

## II

### CILIÉS PARASITES DES CESTES ET DES PYROSOMES: *PERIKARYON CESTICOLA* n. g., n. sp., ET *CONCHOPHRYA DAVIDOFFI* n. g., n. sp.

par Edouard CHARTON  
Préparateur à l'Institut Pasteur de Paris.

J'ai rencontré et étudié ces deux Infusoires au cours d'un séjour récent (du 17 mars au 7 avril 1911), à la Station zoologique Russe de Villefranche-sur-Mer. Une étude complète de leur évolution, qui eût été particulièrement intéressante à poursuivre pour le premier de ces parasites, m'eût demandé un temps très long, et un matériel très abondant pour me permettre d'attendre du hasard, ce que ne pouvait donner la méthode des élevages, impossible à pratiquer en raison de la condition pélagique et de la labilité des hôtes. J'ai pu par contre étudier la morphologie de ces deux Infusoires, et leurs rapports avec les organismes qui les hébergent.

Le premier est un vrai parasite qui a les attributs spéciaux à sa condition. Le second qui est chez les Pyrosomes d'une constance remarquable, paraît n'y vivre qu'en simple commensal, et son organisation est celle d'un Infusoire libre. Je les étudierai successivement.

*1. Perikaryon cesticola.*

Lorsqu'on examine un Ceste (*Cestus veneris* Lesueur) par transparence, dans sa région médiane, examen pour lequel le binoculaire est à préférer au microscope, on peut observer, à peu près à coup sûr, du moins à Villefranche, dans les canaux qui divergent du fond du pharynx (canaux interradiaux), et dans le pharynx lui-même, des corps opaques en forme de saucisses, immobiles, étroitement adhérents par une de leurs extrémités à la paroi des cavités (fig. 1). Ils ont ainsi l'aspect de grosses grégarines, de couleur rosée. On en trouve d'ailleurs de tailles très différentes. Ils ne sont généralement pas nombreux, une dizaine au plus dans chaque Ceste et souvent moins.

Si par piqure ou par pression, l'on excite le parasite on le voit quitter brusquement son point d'attache, se déplacer rapidement en tournoyant autour de son axe, puis bientôt ralentir ses mouvements et se fixer à nouveau.

Pour examiner l'Infusoire à un fort grossissement il faut l'isoler. On le perd à peu près infailliblement si l'on entame au scalpel ou au ciseau, le Ceste qui se contracte énergiquement et se résout en un mucus impénétrable. Un bon procédé consiste à ponctionner délicatement avec une aiguille bien effilée dans le canal au voisinage de l'Infusoire. L'aiguille retirée brusquement ouvre une voie au parasite qui se trouve expulsé par suite de la pression interne. On le happe alors avec une pipette.

Examiné entre lame et lamelle sans compression, un Infusoire de taille moyenne, c'est-à-dire de 80  $\mu$  sur 110  $\mu$ , est en forme de fuseau trapu, présentant sur une face, que nous reconnaitrons



FIG. 1. — Trois *Perikaryon cesticola* dans un canal perradial de *Cestus veneris*,  $\times 150$ .



comme ventrale, une dépression équatoriale. C'est la forme représentée dans la fig. 2 qui accuse d'ailleurs par rapport à la forme normale fixée, un état de faible contraction<sup>1</sup>. L'un des pôles, l'anérieur, porte une papille déjetée ventralement sur laquelle s'insère un stylet court mais aigu, lui-même dirigé, du côté ventral, stylet analogue à ceux que CÉPÈDE (1910) a décrit chez certains

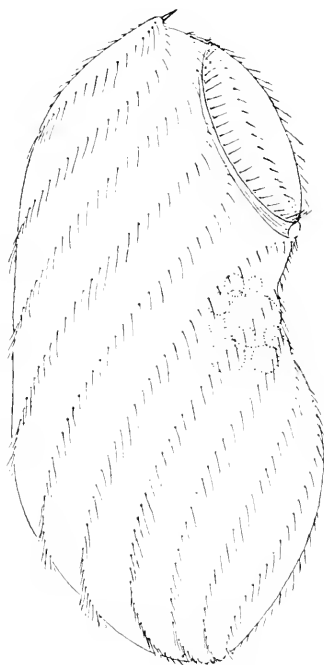


FIG. 2. — *Perikaryon c. sticola*, vu de profil  $\times 1050$

Astomes : *Schultzellina mucronata* Cép., *Maupasella nora* Cépède. Un peu au-dessous de lui et dans le plan sagittal, une gouttière commence à se creuser, qui en s'évasant décrit à droite de ce même plan, un arc de cercle finissant à la bouche, en situation médiane (fig. 3). C'est la gouttière adorale ou peristomienne. La bouche,

<sup>1</sup> Les figures 1 et 2 ne représentent pas l'aspect brut du parasite. Celui-ci est très opaque, à cause de son endoplasme chargé de grosses inclusions colorées en rose, et de ce fait les bandes ciliaires ne sont que difficilement visibles; la gouttière peristomienne paraît aussi moins accusée. Les cils sont un peu moins rigides. Ces dessins faits à la chambre claire n'en représentent pas moins très exactement la morphologie externe de l'infusoire.

courte chambre rétrécie à ses deux extrémités conduit dans un vaste cytopharynx qui vu de face offre une silhouette falciforme. Le cul de sac pointu remonte très haut antérieurement vers la droite.

Au centre de la dépression ventrale, s'ouvre une vaste vacuole contractile, entourée de nombreuses vacuoles satellites qui paraissent de volume inégal parce qu'elles ne se contractent pas synchroniquement.

La ciliature est du type holotriche indifférencié. Elle se compose d'une douzaine de bandes ciliaires hélicoïdales qui parcourent le corps d'un pôle à l'autre en faisant un tour complet. Les cils sont

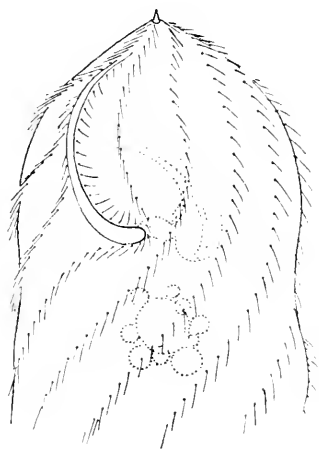


FIG. 3. — *Perikaryon ceslicola*, région antérieure vue de face.  $\times 1050$ .

peu rapprochés. Ils sont longs et souples. Les cils péristomiens ne diffèrent en rien des autres. Quatre bandes ciliaires affrontent obliquement la gouttière péristomienne sur son bord droit qui est nu. Son bord gauche est au contraire garni d'une bande ciliaire continue. Une deuxième bande contourne le péristome au niveau de la bouche. Les bandes suivantes suivent leur cours hélicoïdal normal (fig. 3).

J'ai étudié la structure interne sur des individus colorés in-loto au carmin boracique et sur des individus débités en coupes et colorés à l'hémateine (fig. 4). Le corps est protégé par une mince pellicule ondulée, formant des crêtes légèrement saillantes au niveau

des bandes ciliaires. Un cytoplasme à texture grossière, assez basophile, un peu plus condensé à la périphérie, forme la masse fondamentale du corps, dans laquelle sont contenues de grosses inclusions, colorées en rose pourpre sur le vivant, et dont certaines se dissolvent en partie sous l'action des réactifs. Ce sont probable-



FIG. 4. — *Perikaryon cesticola* en coupe, montrant le noyau en réseau.

ment les mêmes qui après action de l'acide osmique prennent une teinte brun foncé.

*Perikaryon cesticola* est surtout remarquable par la constitution de son appareil nucléaire. Celui-ci est un réseau à mailles larges irrégulières, avec des rameaux libres, réseau qui s'étend pour la plus grande part, dans une zone concentrique à la surface, formant ainsi une sorte de corbeille qui sépare dans l'Infusoire une région corticale, purement cytoplasmique et une région médullaire où se trouvent les inclusions.

Alors qu'aucune ramification du noyau ne pénètre dans la zone corticale, la zone médullaire est au contraire parcourue par des

trabécules nucléaires contenus dans le cytoplasme interstitiel aux inclusions.

La structure de ce noyau est uniformément granuleuse. Je n'y ai pas vu de masses condensées pouvant être interprétées comme des nucléoles, et semblables à celles qui existent dans le noyau en réseau que CAULLERY et MESNIL (1903) ont fait connaître chez *Fættingeria actiniarum* (Clap.), parasite des Actinies.

Par sa structure et son grand développement le noyau de *Perikaryon cesticola* apparaît de prime abord comme l'équivalent d'un macronucleus. Mais j'ai cherché en vain en dehors de lui un appareil micronucléaire, et d'autre part j'ignore de quelle façon ce noyau en réseau se comporte dans la reproduction. Je reste donc dans la réserve en ce qui concerne sa signification et ses homologues.

Je ne sais rien des modes de reproduction. Il y a lieu de noter cependant, à titre d'indication, l'existence d'individus de très petite taille, ne mesurant pas plus de 30  $\mu$  sur 18  $\mu$  (fig. 1). CAULLERY et MESNIL qui ont observé aussi chez *Fættingeria actiniarum* la présence de tels petits individus pensent que ceux-ci pourraient être produits par une division multiple analogue à celle des *Ichthyophthirius*. On peut penser aussi à un bourgeonnement caténulaire comme chez les *Anoplophryidiæ*. Cette dernière hypothèse se trouve appuyée par une observation toute récente d'ANDRÉ (1910) qui a vu chez deux individus de *Fættingeria*, un étranglement séparer à la partie postérieure un bourgeon, qui dans l'un des individus s'est libéré complètement.

D'après les documents qui précèdent que peut-on penser des affinités et de la position systématique de *Perikaryon* ? Les comparaisons que j'ai faites plus haut avec *Fættingeria actiniarum* ont mis en évidence deux traits principaux d'organisation communs à ces deux Infusoires : 1° la structure du noyau en réseau qui, en dehors d'eux, n'existe que chez les astomes du rein des Céphalopodes, les *Opalinopsis* ; 2° l'existence de petits individus qui témoignent d'une scissiparité inégale ou multiple. On peut ajouter encore à ces caractères communs : 3° la simplicité de la ciliature, constituée dans les deux formes par des bandes ciliaires hélicoïdales ; 4° la structure du péristome. Il semble bien que la fente décrite chez *Fættingeria* par CAULLERY et MESNIL soit l'homologue de la gouttière péristomienne de *Perikaryon*. Quant à la « rosace »

de *Fættingeria* dans laquelle je suis tenté de voir une armature buccale semblable à la nasse pharyngienne des Holotriches gymnostomes elle fait totalement défaut chez notre Infusoire.

D'autres caractères séparent les deux formes et justifient à mon avis, la création d'un genre nouveau pour le parasite des Cestes. C'est d'abord la forme générale du corps, discoïde avec une face ventrale concave et une face dorsale convexe chez *Fættingeria*; subfusiforme avec une dépression équatoriale ventrale peu accusée chez *Perikaryon*.

Puis l'existence chez ce dernier d'un stylet fixateur qui manque totalement chez le premier. Enfin les différences signalées plus haut dans la structure même du noyau.

Il est d'autant plus difficile de discerner, parmi ces caractères communs ou différentiels, ceux qui peuvent être de convergence de ceux qui sont ancestraux, que nous avons affaire à des organismes parasites. Rien ne s'oppose cependant à ce qu'ils soient actuellement rapprochés dans une même famille, celle des *Fættingeriidae* que l'on annexera aux Holotriches gymnostomes. La disparition de la nasse pharyngienne, organe prédateur, est un phénomène de régression facile à concevoir chez un parasite fixé tel que *Perikaryon*. Cet Infusoire est à ma connaissance le premier qui ait été signalé chez les Cténophores. En 1907, j'ai observé au Laboratoire Arago, à Banyuls-sur-Mer, mobile dans les canaux gastrovasculaires d'un *Beroë ovata*, un seul exemplaire d'un cilié que je n'ai pu alors étudier d'une manière convenable. Il m'avait semblé proche des *Fættingeria*, à en juger seulement d'après sa morphologie externe. Je n'ai pu le retrouver dans les autres *Beroë* de la même pêche, ni dans ceux, que depuis cette époque, j'ai pu examiner tant à Banyuls qu'à Villefranche.

#### *H. Conchophrys davidoffi*<sup>1</sup>.

Tous les Pyrosomes (*Pyrosomagiganteum* Lesueur), que l'on pêche dans la baie de Villefranche, hébergent dans leurs siphons buccaux, et principalement dans ceux qui font saillie sur la surface générale de la colonie sous forme de hautes papilles hyalines, de petits ciliés qui se meuvent activement soit en nageant dans la cavité soit en glissant sur sa paroi à la manière de certains Hypotriches

<sup>1</sup> J'ai le plaisir de dédier ce parasite à M. le Dr Davidoff en souvenir de mon agréable séjour à la Station zoologique de Villefranche.

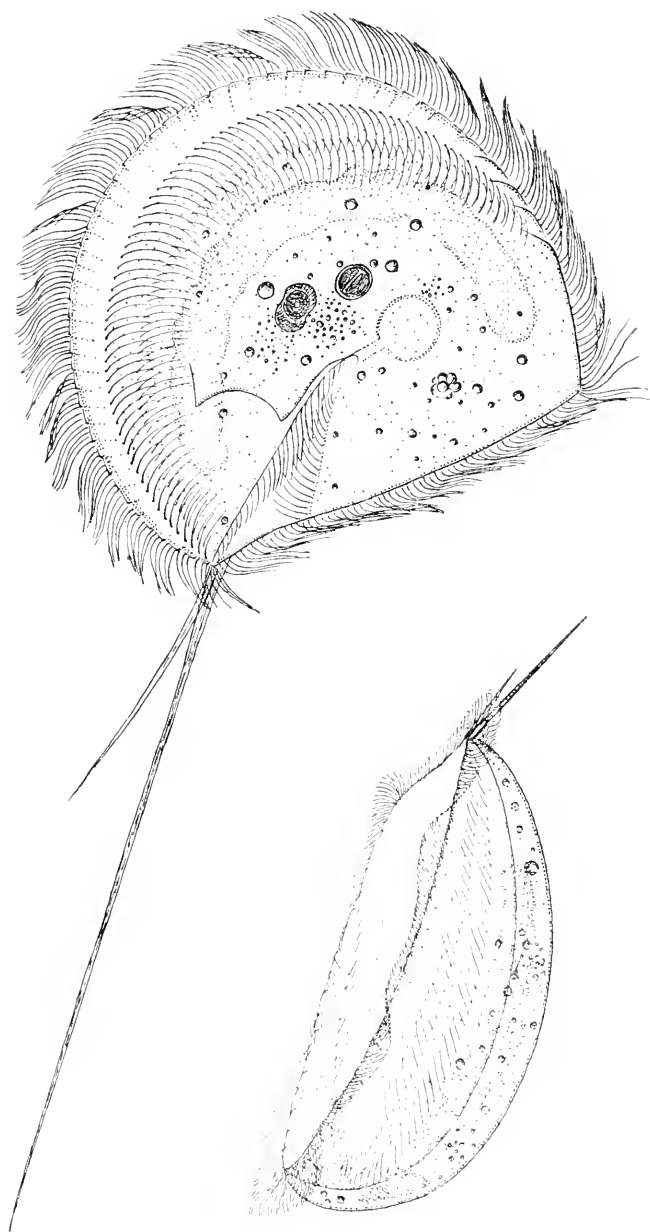


Fig. 5.

Fig. 6.

FIG. 5. — *Conchophrys davidoffi*, vu par la face ventrale,  $\times 2000$ .

FIG. 6. — *Conchophrys davidoffi*, vue latérale,  $\times 2000$ .

ou mieux encore des Urceolaires<sup>1</sup>. Ils ne m'ont pas paru pénétrer jusque dans le sac branchial. Ils ont au contraire une tendance à se localiser au voisinage de la bouche, où l'on peut en voir plusieurs centaines à la fois. L'espace qui les contient est d'ailleurs très vaste chez les ascidiozoïdes à siphon buccal saillant ; il peut mesurer jusqu'à un centimètre de long sur deux millimètres de diamètre.

Il ne s'agit pas là de ces Infusoires, comme il s'en développe si rapidement dans les animaux pélagiques, au bout de quelques heures seulement de captivité et avant même qu'ils montrent aucune altération manifeste. Je les ai observés dans des Pyrosomes qui venaient d'être pêchés, et les ai vu disparaître dès que, vers la fin de la journée, les animaux commençaient à souffrir du confinement.

Ils se nourrissent vraisemblablement des particules qui ne cessent de défilér dans la cavité où ils se trouvent. Presque tous les individus renferment des inclusions jaunes qui sont des résidus d'algues pélagiques ingérées. Ce sont ces masses résiduelles, qui seules, de prime abord attirent l'attention, car l'Infusoire a lui-même cette grande transparence propre aux organismes pélagiques.

Le mieux pour l'étudier est de raser les papilles buccales saillantes et de les comprimer entre lame et lamelle au moyen du compresseur de Viguier. Les Infusoires sent expulsés de leurs repaires et se repandent dans la préparation. Il s'en trouve toujours d'immobilisés entre les débris du Tuniciér et que l'on peut aisément étudier.

*Conchophrys davidoffi* (fig. 5 et 6) a la forme d'une valve d'acéphale très concave, dont le bord cardinal serait rectiligne et dont le bord marginal décrirait un peu plus d'un demi-cercle. Le bord rectiligne en raison de ses rapports avec la bouche doit être regardé comme antérieur. D'après ce même repère on reconnaît comme ventrale la face concave et comme dorsale la face convexe, orientation qui est d'ailleurs exactement conforme, nous le verrons, à la position physiologique de l'animal. La courbure du corps n'est pas celle d'une calotte sphérique. A petit rayon dans la région postérieure, elle devient au contraire à très grand rayon dans la partie

<sup>1</sup> Les mêmes Pyrosomes portent aussi, d'une manière constante, fixés sur la surface de leur tunique des Acinétiens du genre *Ephelota* que mon ami B. Collin décrira prochainement.



antérieure (fig. 6). Les dimensions moyennes sont les suivantes : longueur du bord rectiligne : 25  $\mu$ , le plus grand diamètre : 30  $\mu$ , le diamètre normal au bord rectiligne : 27  $\mu$ , la plus grande hauteur au-dessus du plan des bords : 12  $\mu$ , la plus grande épaisseur du corps : 3  $\mu$ .

Le bord rectiligne est lisse, la marge circulaire est au contraire denticulée. Les denticulations manquent sur l'extrémité de la marge droite, et les quatre ou cinq dernières y sont plus larges que les précédentes. Le péristome, encoche aigüe de la face ventrale confine par son bord gauche à l'extrémité gauche du bord rectiligne. Son bord droit affronte le bord rectiligne vers le premier quart de la longueur de celui-ci. La bouche se trouve en situation médiane. Elle conduit dans un cytopharynx de forme lenticulaire. Du bord gauche de la bouche, s'élève sur la face ventrale une crête du tégument qui deux fois brisée forme deux dents peu saillantes, analogues à celles qui existent chez *Dysteria armata* Iluxley.

La face dorsale est complètement lisse et nue. Toute la ciliature est marginale et ventrale. Elle est du type holotriche différencié. La ciliature marginale est constituée par une frange de cils longs et souples, garnissant tout le bord du corps, réalisant une disposition physiologiquement comparable à la frange aborale des Urcéolaires. En fait l'animal lorsqu'il se déplace en glissant sur une surface, rappelle étrangement certaines Trichodines, tant par sa forme que par son mode de locomotion.

Il faut comprendre dans la ciliature marginale deux cirres très longs, dont l'un est une fois et demi aussi long que le plus grand diamètre du corps et dont l'autre est égal à la moitié de ce diamètre. Ces deux cirres rappellent par leur structure ceux des Hypotriches. Ils sont constitués par des faisceaux de cils agglutinés. Cela est particulièrement visible pour le plus petit qui se dissocie fréquemment en ses éléments. Je n'ai pas vu le phénomène se produire pour le plus grand. Ces cirres, qui s'insèrent à l'extrémité gauche du bord rectiligne décrivent dans le plan marginal du corps des oscillations de très grande amplitude et ils semblent jouer un rôle dans la direction de la progression.

La ciliature ventrale se réduit à deux arcs ciliaires allant de l'angle droit du corps au point où du côté gauche cessent les denticulations marginales. Ces arcs, qui se confondent à leurs deux extrémités, ménagent entre eux un champ en croissant. Un

autre champ en croissant est compris entre la marge circulaire du corps et l'arc ciliaire externe. Les cils de ces arcs sont plus espacés et plus rigides que ceux de la marge.

La ciliature buccale se compose de deux bandes ciliaires, l'une sur le bord droit, l'autre sur le bord gauche du péristome, la seconde à cils plus développés que la première. Ces cils ne diffèrent en rien de ceux de la ciliature générale, et n'ont aucune tendance à s'agglutiner en membranelles.

Le corps est constitué par un cytoplasme très translucide, parsemé de granulations de taille variée et non constantes d'un individu à l'autre. J'ai déjà mentionné la présence à peu près générale au centre du corps de globes jaunes qui sont des résidus de la digestion d'algues unicellulaires.

Le macronucleus a, comme chez les Trichodines ou les Vorticellides, la forme d'un fer à cheval, ouvert du côté de la bouche. La structure paraît à l'état frais uniformément granuleuse. N'ayant pas fait de colorations de ces Infusoires, je n'ai pas vu leur micronucleus.

Les affinités de *Conchophrys* sont difficiles à préciser dans l'état de nos connaissances. Elles paraissent être d'abord avec ces Holo-triches gymnostomes différenciés, à aplatissement dorso-ventral très marqué, à face dorsale convexe et nue, à face ventrale concave et seule ciliée, qui constituent dans la famille des *Chlamydodontidae* la tribu des *Ereviliinae*. Chez les *Dysteria* (*Euplotes*) par exemple, et en particulier chez *Dysteria armata*, la nasse pharyngienne est très réduite par rapport à celle des autres Gymnostomes, et constituée par une sorte de cornet lisse. A droite de la bouche s'élève une crête ventrale découpée en deux dents obtuses. La ciliature ventrale est formée d'une série d'arcs ciliaires parallèles au bord droit du corps. Mais la ciliature marginale n'est pas complète, faisant défaut sur tout le bord gauche. Point de traces chez *Conchophrys* du crochet postérieur des *Dysteria*, et inversement point d'indication chez cette dernière des cirrhes de *Conchophrys*.

Plus réelles paraissent être les affinités de *Conchophrys* avec les quelques formes (*Microthorax*, *Ptychostomum*, *Cinetochilum*) qui constituent, loin des *Chlamydodontidae*, dans les Hyménostomes (ou Trichostomes), la petite famille des *Microthoracinae*, telle qu'on la comprend depuis que ISSEL en 1903 en a justement distrait le genre *Ancistrum* pour en faire le type de sa famille des Ancistridés.

Il faut aussi en éloigner le genre *Drepanomonas* Fresenius fort mal connu. Les *Microthoracinae* ainsi élagués se réduisent aux trois genres *Microthorax*, *Cinetochilum* et *Ptychostomum*. C'est surtout avec le premier genre que les affinités de *Conchophrys* sont apparentes : même aplatissement dorso ventral, même forme en demi-cercle plus ou moins géométrique, même rapports de la bouche, dépourvue de nasse pharyngienne avec l'extrémité gauche du bord tronqué, mêmes caractères de la ciliature localisée à la face ventrale. Chez *Microthorax sulcatus* et *Microthorax pusillus* dont Roux (1900) a donné de bonnes figures, la ciliature ventrale est constituée par deux arcs de cercles continus chez *M. sulcatus* interrompus chez *M. pusillus*, qui courent concentriquement au bord marginal, mais la ciliature marginale fait défaut le long du bord tronqué chez la seconde espèce et ne garnit que la moitié droite de ce bord chez la première. Une homologation parfaite de *Conchophrys* avec les *Microthorax* obligerait à modifier l'orientation que j'ai donnée au commensal des Pyrosomes, orientation purement morphologique, nécessitée par l'absence d'une direction prépondérante dans la locomotion de l'Infusoire. Les auteurs s'accordent en effet à considérer chez les *Microthoracinae* le bord tronqué comme étant le bord droit du corps, et son extrémité qui confine à la bouche comme l'extrémité postérieure. Rien ne s'oppose à ce que l'on oriente *Conchophrys* de la même manière.

Je noterai que chez les *Microthoracinae* l'on ne connaît actuellement rien de semblable aux deux cirres de *Conchophrys*. L'existence de ces cirres, chez une forme très voisine des *Microthorax* pourrait-elle remettre en question les affinités contestées par MAUPAS (1883) des *Microthoracinae* avec les Hypotriches ?

Ces cirres me paraissent devoir être comparés à ceux qui arment l'extrémité postérieure de plusieurs Holotriches : *Urotricha* Cl. et L. chez les *Encheiliinae*, *Uronema* Duj. (= *Cryptochilum* Maupas), *Urozona* Schewiakoff, *Loxocephalus* Kent, chez les *Chiliferidae*, *Cyclidium* Cl. et L. chez les *Pleuronemidae* beaucoup plutôt qu'à ceux des Hypotriches. Leur présence chez des genres ainsi dispersés dans plusieurs familles, montre qu'il ne faut pas leur attacher d'importance taxonomique.

On leur a cependant attribué, comme l'on voit, la valeur de caractères génériques. Ils nous serviront donc aussi à caractériser le genre *Conchophrys* par rapport au genre *Microthorax*. On ajoutera

à ce caractère du genre *Conchophrys* la ciliature marginale non interrompue sur le bord tronqué, et la forme en fer à cheval du macronucleus.

Il n'est pas à ma connaissance qu'on ait signalé jusqu'ici de Ciliés commensaux ou parasites constants chez les Pyrosomes, les autres Tuniciens pélagiques, ni même chez les Synascidies benthiques.

#### BIBLIOGRAPHIE

1910. ANDRÉ (E.). — Sur quelques Infusoires marins parasites et commensaux (*Rev. Suisse. Zool.*, VIII).
1903. CAULLERY (M.) et MESNIL (F.). — Sur la structure nucléaire d'un Infusoire parasite des Actinies (*Fattingeria* n. g., *actiniarum* Clap.) (*C. r. Soc. biol.*, LV).
1910. CÉPÈDE (C.). Recherches sur les Infusoires astomes (*Arch. zool. exp.*, XLIII).
1903. ISSEL (R.). Ancistridi del golfo di Napoli (*Mt. St. Neapel*, XVI).
1883. MAUPAS (E.). Contribution à l'étude morphologique et anatomique des Infusoires ciliés (*Arch. zool. exp.*, VI).
1904. ROUX (J.). — Faune infusorienne des environs de Genève. Genève chez Kündig.

### III

#### NOTES COMPLÉMENTAIRES

#### SUR LA CONJUGAISON DES INFUSOIRES ASTOMES

##### I. *Anoplophrya Brasili* Léger et Duboscq.

par B. COLLIN

Préparateur à la Station Zoologique de Celle.

J'ai fait connaître ici même (1909) le processus complet de l'évolution sexuelle chez un Infusoire astome qui infeste en grand nombre le sang des *Gammarus* : l'« *Anoplophrya* » (actuellement *Collinia*) *branchiarum* (Stein).

BALBIANI et surtout A. SCHNEIDER (1886) avaient étudié avant moi, chez l'*Asellus aquaticus*, une espèce très voisine, sinon même

identique, et si nous joignons à cela les données recueillies par CÉPÈDE (1910) sur *Orchitophrya stellurum* Cépède, parasite d'une étoile de mer, nous aurons énuméré tout ce qu'on sait jusqu'à présent sur la conjugaison des Ciliés astomes.

C'est, comme on voit, extrêmement peu. Aussi, ayant eu l'occasion d'étudier à Roscoff (en Septembre 1909) l'*Anoplophrya Brasili* qui abonde dans l'intestin des *Audouinia tentaculata* Mont, recueillies sous les pierres bordant la plage tout près du laboratoire, je résolus de rechercher le cycle sexué de cette forme intéressante. Dans l'espoir d'obtenir des couples par voie expérimentale, en appliquant directement la méthode inaugurée par Maupas pour les Infusoires libres, j'essayai d'affamer l'hôte, appauvrissant ainsi le milieu organique où évoluent les parasites, comme l'a d'ailleurs proposé depuis lors CÉPÈDE (1910, p. 481).

Mais cette méthode n'aboutit point. Des *Audouinia*, préalablement nettoyées de la vase qui les entoure et conservées pendant un mois dans un aquarium d'eau courante, à fond de granit très propre, ne m'ont pas fourni un seul cas d'infusoires conjugués. L'examen journalier ne révéla rien autre chose que la diminution progressive du nombre des astomes, suivie de leur disparition. Celle-ci était presque complète après 15 à 20 jours, tandis qu'au même moment, dans les conditions naturelles, les hôtes se montraient infestés dans la proportion d'environ 75 à 80 0/0.

Par contre, dans un des frottis les plus riches, provenant d'une Annélide ouverte aussitôt après sa capture, je rencontrai 2 ou 3 couples, ainsi que des ex-conjugués à divers stades, dans un autre frottis également très riche; ce qui donne à penser que la conjugaison a lieu, dans la nature au moins, seulement à la suite de la pullulation intense de l'Infusoire qui raréfie ainsi lui-même son milieu alimentaire. Ce fait que j'avais également constaté par l'étude comparative d'un grand nombre de *Gammarus*, pour *Collinia branchiarum*, c'est très probablement une règle générale pour tous les parasites.

Ne voyant pas d'occasion prochaine de me procurer sur ce sujet un matériel plus abondant, je me décide à publier les quelques résultats obtenus, si fragmentaires soient-ils, parce qu'ils suffisent dès à présent pour résoudre quelques-unes des questions les plus intéressantes qui se posaient au sujet du processus sexuel, dans ce cas particulier.

Chez *Collinia branchiarum*, la conjugaison se distingue avant tout : 1° Par une réduction considérable de la taille des gamètes par rapport aux individus des générations précédentes ; 2° Par le très curieux *échange des macronucléi par moitié*, entre les deux conjoints (phénomène constaté d'une façon concordante par SCHNEIDER et par moi), les deux moitiés dégénérant ensuite séparément dans chacun des conjoints, sans s'être fragmentées davantage. Tout le reste, et en particulier l'évolution complexe des micronucléi correspond point par point avec que l'on connaît chez les Infusoires libres et avec le schéma classique proposé par MAUPAS<sup>1</sup>.

Chez *Anoplophrya Brasili*, le plus jeune couple rencontré (fig. 1. a) est au stade de la première mitose du micronucléus, avec fuseau en télophase. La taille des conjugués est évidemment de beaucoup inférieure à celle des très grands exemplaires que l'on trouve ça et là parfois (et en général chez des hôtes faiblement infestés : stades de début du cycle ?), mais elle ne le cède en rien à la moyenne la plus fréquente dans les préparations où l'on ne rencontre point de couples. Ils mesurent environ 115  $\mu$  de longueur après la fixation, soit de 120 à 125  $\mu$  sur le vif.

L'union a lieu latéralement, le côté droit de l'un des conjoints étant soudé, sur les 2/3 environ de sa longueur totale, au côté gauche de l'autre<sup>2</sup>. Leur taille est presque égale et l'on n'aperçoit pas entre eux de différence sensible. Le macronucléus est encore intact et montre fort nettement sa structure en gouttière à deux bords plus épais que la région centrale, si caractéristique d'*Anoplophrya*

<sup>1</sup> HOYER (1899) chez *Colpidium colpoda*, puis DEHORNE tout récemment (1911 a et b) chez ce même Infusoire et chez *Paramecium caudatum* ont nié la réalité du processus fécondateur et affirment qu'il n'y a jamais fusion du noyau immigrant (dit « pronucléus ♂ ») et du noyau stationnaire (ou « pronucléus ♀ » des auteurs), ce dernier dégénérant, tandis que le premier seul évolue par parthénogénèse. Mais DEHORNE qui pense étendre sa théorie à l'ensemble des Infusoires, n'a pas encore expliqué comment s'opère le retour au nombre normal de chromosomes après la réduction (fait cependant bien constaté) ni d'où provient le volume double des noyaux aux stades dits « de fécondation ». Voir en particulier, pour *Collinia branchiarum*, ma fig. 16, Pl. IX (1909).

<sup>2</sup> J'adopte, au moins provisoirement, pour l'orientation de l'Infusoire, la nomenclature proposée par LÉGER et DUBOSCQ, d'après laquelle, sur l'animal vu par la face *dorsale*, le micronucléus est à droite et la rangée des vacuoles à gauche. J'y ajouterai toutefois, pour mieux définir les faces, cet autre point de repère que sur la face profonde ou *ventrale* (celle qui est tournée en haut sur mes figures 1. a, b, d, e) il existe antérieurement une sorte de carène siderophile dont l'axe oblique de gauche à droite sur l'Infusoire non conjugué : figure 1, c) sert de point de rencontre aux stries ciliaires des côtés droit et gauche.

Quant à la dépression cordiforme, subterminale, signalée comme une « bouche » rudimentaire par les deux précédents auteurs, elle se trouve sur cette même face, mais un peu en retrait par rapport à la carène et dans un plan plus voisin du plan optique médian. On la distingue bien sur mes figures 1. a, d, e, tandis que son contour n'est pas représenté sur les autres figures (b, c, f) pour laisser voir le rostre.

*Brasili*. Le fuseau micronucléaire à la fois par la forme du connectif à contenu dense et fibreux, par la torsion des pôles (celui d'en haut est vu de face des deux côtés sur la fig. 1, *a*) et par l'aspect des chromosomes peu nets et trop nombreux pour les compter, rappelle pleinement ce qu'on observe chez les diverses *Paramécies* et chez *Colpidium colpoda*, aux stades correspondants. Ce matériel

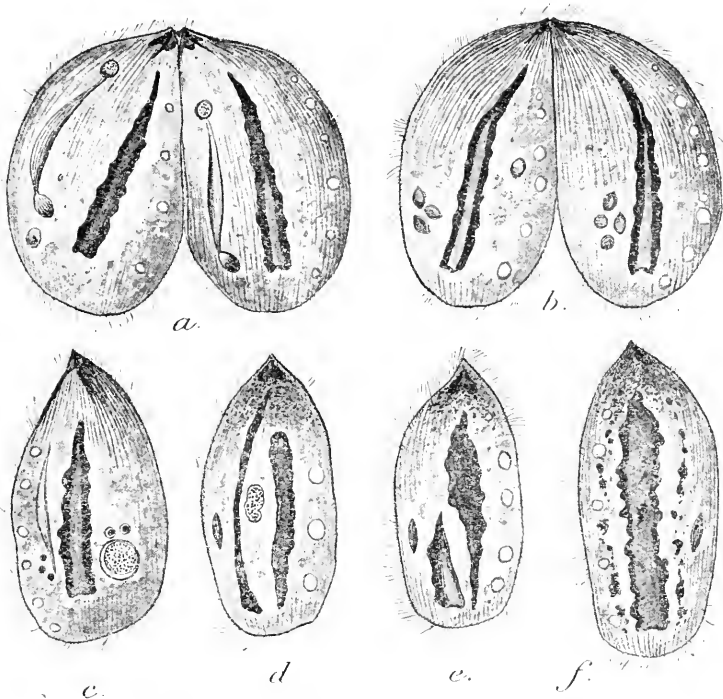


FIG. 1. — *Anoplophrya Brasili* Léger et Duboscq, *a* et *b*, couples à deux stades différents; *c*, *d*, *e*, *f*, exconjugues à divers stades. (Voir le texte).

serait intéressant à suivre, pour la durée des divers stades, le contour des mitoses étant ici très facilement observable *in vivo*.

Sur la figure 1 *b*, la deuxième mitose précopulatoire est déjà terminée et les quatre noyaux fils sont encore groupés, à un stade fusiforme, chez l'un des individus; tandis que l'autre, marquant une légère avance, montre déjà le noyau sexuel émigré vers la limite.

La figure 1, *c*, se rapporte à un ex-conjugué dont le macronucléus ancien, encore normal, est flanqué, sur la droite, du macronucléus nouveau (corps granuleux subsphérique, peu riche en chromatine) et de deux micronucléi dont l'un sans doute disparaîtra. Sur la gauche on observe un très long résidu fusorial, à structure fibreuse bien conservée et qui probablement persiste depuis la première mitose, ainsi que trois « corps de rebut » ou noyaux éliminés. Leur place au côté *gauche*, près de la ligne des vacuoles, ne laisse pas de surprendre un peu et ne paraît guère pouvoir s'expliquer autrement que par une sorte de charriage intracytoplasmique, sans doute consécutif à la fécondation ou bien aux perturbations d'équilibre apportées par l'entrée du noyau étranger.

Au stade suivant (fig. 1, *d*) on ne retrouve plus que le macronucléus jeune qui commence à s'allonger, et un seul micronucléus persistant qui a pris désormais sa forme et sa situation définitives. Quant au noyau végétatif ancien, il s'est fragmenté selon sa longueur, par une sorte de clivage suivant la ligne de moindre résistance (qui est ici le dos de la gouttière) en deux bandes longitudinales, situées de part et d'autre du noyau de remplacement. Si donc on ne connaissait le stade de la figure 1, *c*, on pourrait très aisément croire à l'existence ici de l'échange par moitié des macronucléi, que Schneider et moi avons démontrée chez *C. branchiarum*, tous les ex-conjugués, chez cette dernière espèce, présentant deux noyaux rubanés fort semblables<sup>1</sup>.

A. SCHNEIDER (1892) avait déjà rencontré, chez une *Hoplitophrya* sp., à côté d'exemplaires normaux à noyau rubané unique, un individu qui montrait *ainsi que toute la chaîne produite par bourgeonnement à son pôle postérieur* le partage longitudinal du macronucléus en deux bandes parallèles. Cette « race à deux nucléus », comme la baptise Schneider, proviendrait à son avis d'une « anomalie dans la reproduction par conjugaison », au sujet de laquelle il ne s'explique d'ailleurs pas autrement.

LÉGER et DUBOSCQ ont revu ici même, chez *Anoplophrya Brasili*, plusieurs exemplaires comparables à celui de Schneider, sauf cependant qu'*aucun d'eux n'était en division*. A l'encontre du précédent auteur, ils regardent, dans ce cas, le clivage du noyau

<sup>1</sup> (Voir mes figures 26, 27, 35 à 37 et 40 à 41, pl. VIII, 1909).



comme un phénomène mécanique, qui ne semble avoir « aucune signification importante et n'est en rapport ni avec la conjugaison, ni avec la division du corps ». — Si les individus ainsi étudiés par eux ne possèdent réellement aucune trace de macronucléus jeune (ce corps étant d'ailleurs, comme d'ordinaire, peu colorable et sans doute parfois difficilement visible sur les préparations au baume) on ne peut évidemment que souscrire à pareille conclusion.

Je n'ai pas davantage réussi moi-même à percevoir le noyau de remplacement (s'il existe) sur l'exemplaire à macronucléus très irrégulièrement partagé de la figure 1, c. La fragmentation du noyau en dehors de la conjugaison ne serait pas, du reste, un fait exceptionnel; elle a lieu comme on sait, d'une façon très courante chez divers Infusoires et en particulier chez deux formes parasites: *Cryptochilum echini* (MAUPAS, 1883, puis RUSSO et DI MAURO, 1905) et *Orchitophrya stellarum* (CÉPÈDE, 1910, p. 509). Dans un cas comme dans l'autre, rien d'étonnant qu'elle s'accomplisse suivant certaines lois mécaniques en rapport avec la forme et la structure de l'organe même qui se fragmente.

Enfin, chez un exemplaire sorti de conjugaison depuis un certain temps (fig. 1, f) le noyau de remplacement présente sa forme et sa structure définitives, tandis qu'il ne reste plus du macronucléus ancien que deux trainées latérales de débris chromatiques, fournies par la fragmentation des bandes.

### Conclusion.

De cet exposé sommaire il résulte qu'*Anoplophrya Brasili* diffère de *Collinia branchiarum* par des particularités importantes de son cycle sexué. Je voudrais également montrer, dans les lignes qui vont suivre, qu'elle ne s'en écarte pas moins par beaucoup d'autres caractères et qu'elle appartient même (autant que l'on en peut actuellement juger) à une lignée toute différente.

CÉPÈDE (1910) a eu raison de mettre dans un genre à part (le genre *Collinia* qu'il m'a fort aimablement dédié) les Infusoires astomes parasites du sang des Crustacés d'eau douce, *Asellus*, *Gammarus* et *Neonyphargus*; je ne discuterai pas ici la question très douteuse de savoir s'il convient ou non, pour l'instant, d'en compter trois espèces différentes. L'avenir sans doute y répondra dans le sens négatif. Mais je crois que l'auteur a tort d'isoler dans

autant de « familles » distinctes (le terme est un peu gros) d'autres genres cependant bien voisins, comme *Orchitophrya* Cépède, *Cepedella* Poyarkoff, *Perezella* Cépède, *Schultzellina* Cépède, peut être aussi *Kofoïdella* Cépède, qui me semblent former, avec *Collinia*, comme un phylum unique dont on pourrait dès à présent préciser l'origine.

Outre leur « astomie » (qui résulte évidemment, comme le reconnaît CÉPÈDE, d'une adaptation secondairement acquise et sans valeur phylogénique), ces genres ont en commun les caractères suivants: 1° La forme du corps à peu près circulaire en section transversale, effilé vers l'avant et renflé en arrière, avec courbure dans le sens du grand axe, selon le faciès qu'on est convenu d'appeler « en larve batavique »; 2° La ciliation peu dense, tant pour la distance des rangs de cils entre eux que pour l'écartement des cils dans un même rang; 3° Un noyau trapu, généralement sphérique, ovoïde ou piriforme, allongé seulement en ruban chez les grands exemplaires (chez *Collinia branchiarum*) ou dans les stades de division.

Ces caractères anatomiques les rapprochent de certains Infusoires libres du groupe des Aspirotriches, et en particulier des genres *Cryptochilum*, *Uronema* et *Anophrys*. Or ces genres précisément possèdent aussi des formes parasites et (qui mieux est) *parasites d'animaux du même groupe* que ceux où évoluent les astomes dont il s'agit. Le rapprochement est déjà fait par CÉPÈDE (1910, p. 434), entre *Perezella pelagica* Cépède et *Uronema Rabaudi* du même auteur, l'un et l'autre habitants de divers Copépodes pélagiques. On pourrait l'établir de même: d'une part entre *Orchitophrya stellarum* Cépède et les *Cryptochilum* et *Anophrys* des Echinides: d'autre part entre les *Collinia* des Asellus et Gammarus et l'*Anophrys* (= *Cryptochilum* ?) *Maggi* Cattaneo, du Crabe vulgaire (*Carcinus menas*); toute cette série étant d'ailleurs formée à peu près uniquement d'Infusoires *cœlomiques*.

Au contraire les *Anoplophrya* (*sensu stricto*) et en particulier *A. striata* Dujardin, *A. alluri* Cépède, *A. ovata* et *A. convexa* Claparède, etc., qui sont les formes les plus voisines d'*Anoplophrya Brasili*, dérivent bien certainement d'une souche toute différente, à habitat intestinal. Leur forme très aplatie, avec l'extrémité antérieure assez souvent acuminée et les bords droit et gauche plus ou moins asymétriques, leur ciliation très dense à rangs serrés, leur

noyau rubané parfois muni d'expansions latérales (genre *Rhizocaryum*), tout cela fait songer au faciès spécial de certains Infusoires parasites du groupe des Hétérotriches (surtout *Plagioloma*). La présence simultanée dans l'intestin des Lombriciens de *Plagioloma lumbrici* et d'*Anoplophrya* ou *Hoplitophrye* diverses me paraît à cet égard très significative, surtout si l'on tient compte du fait que les autres espèces de ces deux derniers genres sont en très grande majorité parasites d'Annélides oligochètes ou Polychètes, parfois aussi d'Hirudinées. En devenant astomes, ces formes auraient naturellement perdu toute trace reconnaissable de leur appareil adoral.

A l'encontre de cette opinion qui n'est pour le moment qu'une « hypothèse de recherche » (*Arbeitstheoria*, comme disent les auteurs allemands) on pourrait objecter sans doute la présence, chez *Anoplophrya Brasili*, d'une fossette « buccale » rudimentaire, située au voisinage immédiat de l'extrémité antérieure, et faisant présager l'existence d'un ancêtre à bouche terminale comme sont les Gymnostomides. Mais ce n'est pas là, je crois, un argument définitif, car cette structure peut aussi bien s'interpréter, ainsi que la carène plus haut décrite, comme une *différenciation rostrale*, secondairement acquise par le parasitisme et peut-être *tendant à former un appareil de fixation*. Dans ce cas, la cavité dite « buccale » serait l'origine d'une ventouse menant à celle des genres *Discophrya* et *Steinella*, tandis que la « dent » effilée, non chitineuse qui en garnit le fond, représenterait un stade du crochet chitineux des *Hoplitophrya* et autres genres « armés »<sup>1</sup>.

#### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- 1910. CÉPÈDE (C.). Recherches sur les Infusoires astomes (*Arch. Zool. exp.* [5], t. III).
- 1909. COLLIN (B.). La conjugaison d'*Anoplophrya branchiarum* (Stein) : *A. circulans*, Balbiani (*Arch. zool. exp.* [3], t. I).
- 1910. DANGEARD (P.-A.). Études sur le Développement et la structure des organismes inférieurs (*Le Botaniste, Paris, XI<sup>e</sup> série*).
- 1911 a. DEHORNE (A.). La non-copulation du noyau échangé et du noyau stationnaire, et la disparition de ce dernier dans la conjugaison de *Paramœcium caudatum* (*C. R. Acad. Sc. Paris*, 27 mars 1911).

<sup>1</sup> De même aussi, pour *Orchitophrya*, CÉPÈDE (1910, p. 477) s'appuyant sur la présence au pôle antérieur d'un ectoplasme plus résistant et d'une courte plage non ciliée, suppose que cette dernière répond à la place occupée par la bouche chez l'ancêtre probable. Il s'agit au contraire, à mon avis d'une simple différenciation mécanique, due à la locomotion dans un milieu très dense.

- 1911 b. DEHORME (A.). La permutation nucléaire dans la conjugaison de *Colpidium colpoda* C. R. Acad. Sc. Paris, 15 Mai 1911).
1899. HOYER (H.). Ueber das Verhalten der Kerne bei der Conjugation des Infusoirs *Colpidium colpoda* St. (Arch. f. mikr. Anat. Bd LIV).
1904. LÉGER (L. et O. DUBOSCQ. Notes sur les Infusoires endoparasites. II. *Anoplophrya Brasili* Léger et Duboscq (Arch. zool. exp. [4], t. II).
1883. MAUPAS (E.). Contribution à l'étude morphologique et anatomique des Infusoires ciliés. (Arch. zool. exp. [2], t. I).
1905. RUSSO (A.) et S. DI MAURO. Frammentazione del macronucleo nel *Cryptochilum echini* maupas, etc. (Catania. Boll. Acc. Giænia, N. S. fasc. 84).
1886. SCHNEIDER (A.). *Anoplophrya circulans* Balbiani. (Tablettes zoologiques, I).
1892. SCHNEIDER. Dimorphisme nucléaire dans le genre *Hoplitophrya* (Tablettes zoologiques, II).

Paru le 12 Juin 1911.

Les directeurs :

G. PREVOT et E.-G. RACOVITZA.

# ARCHIVES

DE

## ZOOLOGIE EXPERIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT

Professeur à la Sorbonne  
Directeur du Laboratoire Arago

ET

E. G. RAGOVITZA

Docteur ès sciences  
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

---

5<sup>e</sup> Série T. VIII.

NOTES ET REVUE

1911. N<sup>o</sup> 2.

---

### IV

#### ANATOMIE SOMMAIRE DE LA PREMIÈRE ZOÉ DE *Maja squinado* Latr.

*(Note préliminaire à des recherches sur l'Organogénèse  
des Décapodes brachyours.)*

par C. SCHLEGEL

Les Décapodes, et notamment les Brachyours sont aujourd'hui bien connus dans leur morphologie tant interne qu'externe, et cependant leur développement présente encore bien des points obscurs. De nombreuses Zoés et Mégaloques ont été décrites, mais peu ont été avec certitude rapportées à une espèce déterminée. En ce qui concerne l'Anatomie de ces formes larvaires, notre ignorance est encore plus grande: les états successifs par lesquelles passent les organes d'un jeune crabe sortant de l'œuf avant de parvenir à l'état adulte sont encore inconnus.

J'espère dans un travail ultérieur pouvoir donner un aperçu de cette évolution, au moins en ce qui concerne la *Maja* (*Maja*

*squinado* Latr.), mais dans cette Note préliminaire je ne veux qu'exposer dans ses grandes lignes l'anatomie de la 1<sup>re</sup> Zoé de ce Crabe.

Il faut en effet considérer que le point de départ de l'évolution larvaire des Crabes est ce stade de première Zoé, et non la forme transitoire connu sous le nom de *Protozoé*, et bien différente de la vraie Protozoé des Pénéides, par exemple, qui constitue un stade autonome. Je reviendrai plus tard sur cette question, mais toujours est il que la première Zoé, contienne réellement avec tous ces organes sous l'enveloppe embryonnaire de la Protozoé, dont la vie dure environ 30 minutes, est en réalité la première larve libre.

N'ayant pas pour but de décrire la morphologie externe de ce petit être, je renvoie au dessin qui en a été donné par CLAU'S (pl. X, fig. 10). C'est une Zoé du type normal, munie de deux aiguillons impairs, rostral et dorsal, et de deux latéraux de longueur médiocre. Elle a très normalement les antennules simples, les antennes biramées, les deux premières paires de maxillipèdes natatoires, les 6 paires suivantes d'appendices encore à l'état de bourgeons inorganisés, le premier d'entre eux (3<sup>e</sup> maxillipède) étant cependant déjà bifurqué; les yeux, très grands, sont sessiles. Les membres abdominaux ne se présentent que comme des bourgeons à la partie inférieure et postérieure des anneaux.

**TÉGUMENTS, ENDOSQUELETTE.** — Le tégument est partout constitué d'une couche de cellules à cuticule épaissie à la partie externe, et faiblement chitinisée. La chitine n'acquiert d'épaisseur qu'au niveau des yeux et sur les surfaces masticatrices des appendices buccaux. Dans la carapace, formée par duplication du tégument, des tractus épithéliaux relient les deux feuillets.

L'Endosquelette (fig. 1, *edsq*) n'est encore représenté que par une mince plaquette cuticulaire, située en arrière de l'œsophage, entre le tube digestif et le système nerveux, et où prennent insertion les muscles de la 1<sup>re</sup> mâchoire.

**CAVITÉ GÉNÉRALE.** — La Cavité du corps est recoupée par des plans conjonctifs, discontinus, délimitant des loges qui communiquent largement entre elles.

Dans le Céphalothorax, il faut probablement reconnaître : une loge dorsale, contenant le cœur et les vaisseaux qui en partent; son plancher se délaminant en avant et en arrière du cœur, les deux feuillets dorsaux vont rejoindre le tégument dorsal pour

constituer le péricarde (fig. I, *pc*), — une loge centrale, viscérale, — une loge ventrale, communiquant avec les pattes — ces deux dernières fort mal délimitées.

Dans l'Abdomen, une lame conjonctive reliant l'intestin aux parois latérales des anneaux, détermine deux loges, une ventrale, une dorsale, communiquant largement entre elles, et avec celles du Céphalothorax.

APPAREIL DIGESTIF. — Le tube digestif est constitué par une couche interne, d'une seule assise de cellules, qui par endroits peuvent

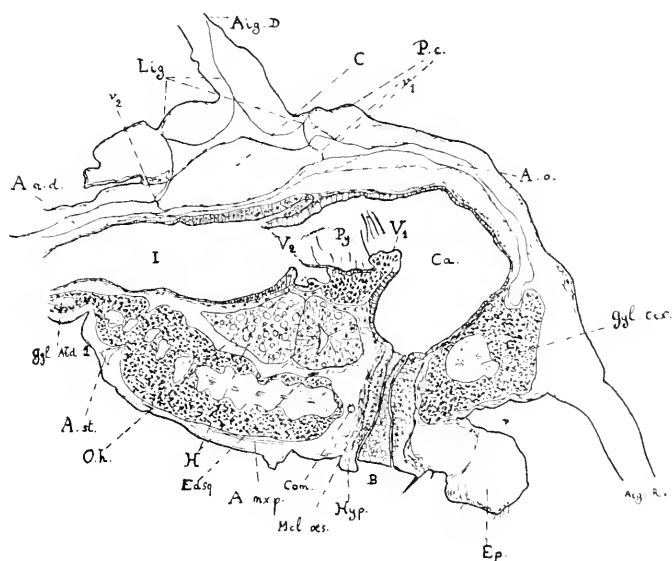


FIG. I. — Coupe sagittale du céphalothorax.  
*Aig. D.*, Aiguillon dorsal; *Aig. R.*, Aig. rostral;  
*Gyl. Abd. 1.*, 1<sup>er</sup> Ganglion abdominal.

subir une forte différenciation cuticulaire : autour d'elle, un manchon conjonctif, le plus souvent mince et lâche, peut en certain points s'épaissir et fournir une musculature assez considérable.

La bouche (fig. I, *B*), un peu proéminente, est en arrière d'un fort épistome (fig. I, *Ep*), entre les deux mandibules. L'Œsophage qui en part, monte verticalement dans le corps. Il est un peu aplati dans le sens transversal (fig. II), et présente une musculature très puissante. Le muscle constricteur (*Mcl. es.*) formé de fibres annulaires, est toujours fortement contracté sur les animaux fixés,

entraînant l'accollement des parois de l'œsophage et l'occlusion de sa lumière (fig. II). Un muscle dilatateur (fig. II, III, *Mcl. d. œs.*), latéral, pair, s'insère vers le bas de l'œsophage, et prend appui par son autre chef sur les parois du corps. La tunique interne est formée de grandes cellules dont le protoplasma et le noyau sont rejetés à la base, et le reste forme un cadre chitineux épaissi à sa partie externe, sur la lumière de l'œsophage. Cette lumière (fig. II, *œs.*) affecte la forme d'une sorte d'X.

L'estomac nettement séparé de l'œsophage par son élargissement brusque, est courbé à angle droit, formant deux portions

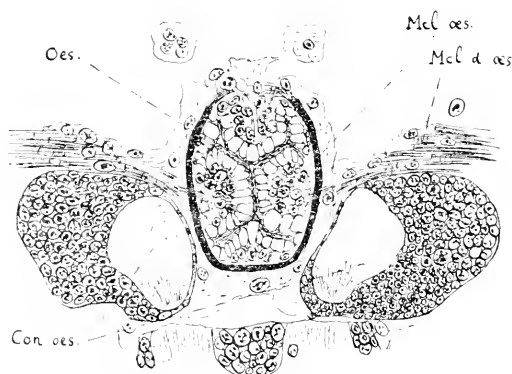


FIG. II. — Coupe transversale de l'œsophage, au niveau des muscles dilatateurs.  
*Con. œs.*, connectif œsophagien.

bien distinctes, que l'on peut appeler *cardia* et *pylore*, et l'angle rentrant entre les deux formant une *valvule cardiopylorique* ( $V_1$ ).

Les parois du cardia, peu épaisses, ne sont fortement indurées que sur la face antérieure de la valvule. Le reste de la poche est souple, quoique chitineux, et il y a passage graduel de ses parois peu chitinisées à celles du pylore qui le sont fortement. Le cardia ne présente ni replis, ni poils, et semble ne jouer qu'un rôle de jabot, précédant le gésier masticateur qu'est le pylore.

Celui-ci (fig. 1, *Py*) présente une complication de replis affectant toute l'épaisseur de sa paroi interne chitinifère, qui lui donne une structure assez difficile à démêler. Voici schématiquement quelle semblerait être sa forme. La valvule cardiopylorique, avançant vers l'intérieur du cardia, plus haute en son milieu que sur ses



bords (fig. III,  $V_1$ ), est due simplement à l'avancée, dans l'intérieur du tube digestif, de la paroi de ce tube et l'on y reconnaît (fig. I) l'accollement des parois postérieure du cardia et inférieure du pylore. Le plancher du pylore, est formé d'un amas de cellules à gros noyaux, saillant dans l'intérieur de la chambre stomacale, à forte cuticule, et armée de poils forts et nombreux. En arrière de cette saillie, sa surface libre se prolonge par une lamelle chitineuse, formant la partie ventrale de la valvule pylorique ( $V_2$ ), et le couvercle d'une dépression où viennent s'ouvrir les conduits hépatiques

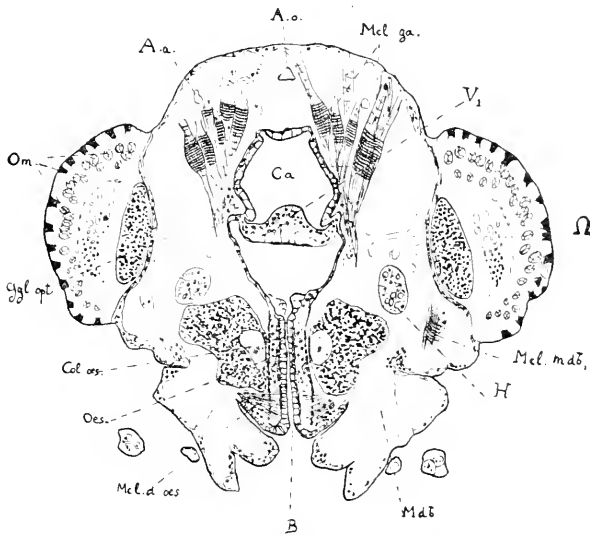


FIG. III. — Coupe transversale, à hauteur de l'œsophage.  
Mdb., Mandibule ; Om., Ommatidie ; Ω, Œil.

(fig. I, IV, *O. h.*) — Latéralement, deux gros plis longitudinaux, déjà un peu marqués dans le cardia, viennent former avec le repli médian qu'est le plancher pylorique, deux chambres latéro-ventrales à forte surface broyante.

Enfin, la paroi dorsale, qui ne présente ni repli, ni épaissement, vient descendre librement dans la lumière du tube digestif, à la partie arrière du pylore, en entraînant avec elle un peu de la paroi de l'intestin (fig. I,  $V_2$ ) pour former la partie supérieure de la valvule pylorique.

Les mouvements de ce pylore sont produits par deux gros faisceaux de muscles (fig. III, *Mcl. ga.*) s'insérant d'une part dans le

conjonctif qui emballe les cellules épithéliales du plancher pylorique, et d'autre part sur une vaste surface intéressant les téguments dorsaux depuis les yeux jusqu'à hauteur de l'aiguillon dorsal.

L'intestin débute par un brusque élargissement, à paroi formée de hautes cellules à protoplasme granuleux, et dont la taille diminue graduellement, dans la région correspondant aux 6 anneaux thoraciques non encore développés, jusqu'à n'avoir plus qu'une épaisseur

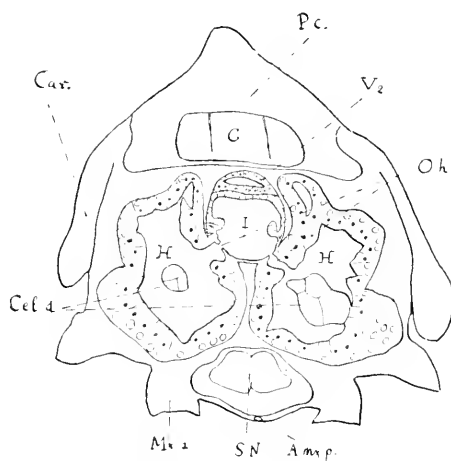


FIG. IV. — Coupe transversale demi-schématique, à hauteur de la base de la première Mâchoire ( $Mr_1$ ).  
car., duplication de la carapace; S.N., système nerveux.

minime qu'elle conserve, en passant dans l'abdomen, jusqu'au rectum.

Le rectum, débutant à la partie postérieure de l'avant dernier anneau abdominal, présente une constitution homologue de celle de l'œsophage : section étoilée, paroi chitineuse, muscles constricteur annulaire puissant, dilateur pair. L'Anus légèrement saillant le termine.

À la partie dorsale de la région à hautes cellules, un peu latéralement à droite, la paroi s'évagine pour former un petit cœcum qui s'accrole à l'intestin sur une longueur d'une vingtaine de  $\mu$  : cette ébauche est assurément celle du cœcum impair de l'adulte, un peu rejeté sur la droite par le passage à ce niveau de l'artère sternale sur le côté gauche.

Ce cœcum est considéré d'habitude comme dépendant de l'Intestin postérieur : et d'après la position qu'il occupe ici, il dépendrait évidemment de l'Intestin moyen, car l'on serait tenté de limiter la région proctodéale au point où l'intestin subit une si forte différenciation pour devenir le rectum. C'est une question sur laquelle l'étude des stades ultérieurs donnera sans doute de précieux éclaircissements.

Glandes digestives. — Je n'ai pas remarqué de glandes sur l'intestin antérieur, ni sur le rectum.

La glande digestive principale, qu'il est convenu d'appeler *Hépatopancreas* (quoiqu'il semble que le nom plus vague d'« Organe entérique » proposé par GUYESSE doive mieux convenir à un organe dont les fonctions sont encore mal déterminées), est paire et forme entre le système nerveux et le tube digestif, et débordant latéralement, une grande partie de la masse viscérale (fig. I, III, IV, *H*). L'emplacement de ses orifices (*O. h.*) a été signalé plus haut.

Ces orifices donnent dans une vaste cavité, multilobée, dont la forme peut se réduire à ceci : une portion principale, s'accolant dans le plan sagittal avec son homologue de l'autre côté, et s'étendant latéralement jusqu'à la paroi du corps, présente un *lobe antérieur-dorsal* et un *lobe antérieur-ventral*, qui s'étendent sur le côté de l'estomac jusqu'à la région oculaire. — un *lobe postérieur-ventral* large et un *lobe postérieur-dorsal* étroit, allant jusqu'à hauteur de la deuxième patte-mâchoire et de l'artère sternale, — et enfin deux petits cœcums, un latéral et un dorsal, un peu en arrière de l'orifice.

Cet organe est constitué par une assise de cellules pressées les unes contre les autres, à protoplasma granuleux, très vacuolaire à leur base, à noyaux dans la région médiane, et à inclusions. Dans la lumière de l'organe se rencontrent des amas prenant très fortement les colorants plasmatiques, notamment le lichtgrün (fig. IV, *Cel. d.*). Ce sont apparemment des amas de cellules en dégénérescence.

APPAREIL CIRCULATOIRE. — On a vu plus haut la place et la constitution du péricarde.

Le Cœur (fig. I, IV, *C*) globuleux, assez gros, est suspendu au milieu de ce péricarde, sous l'aiguillon dorsal, et rattaché à la paroi dorsale par trois ligaments (fig. I, *Lig.*) impairs. Constitué de fibres musculaires striées, le cœur est recoupé par des piliers ou des cloisons

de tissu mésodermique, plus ou moins bien différencié en muscle, d'abord dans sa partie médiane, la plus large, par deux cloisons longitudinales, latérales (fig. IV) incomplètes en avant et en arrière, puis en avant par un pilier nettement musculaire, puis, ça et là, irrégulièrement par des tractus musculo-conjonctifs.

Les ostioles, bien difficiles à reconnaître sur les coupes, sont probablement au nombre de deux paires, ainsi que l'a figuré CLAUS.

Vaisseaux. — Les vaisseaux sont difficiles à suivre sur les coupes, en raison du peu d'épaisseur et de l'imperfection de leur paroi. On peut cependant reconnaître l'existence et la destination de cinq gros vaisseaux partant du cœur. Ils sont tous, à leur origine, pourvus d'une valvule pour empêcher le retour du sang, valvule formée par simple prolongement des parois du cœur dans les vaisseaux, en forme d'entonnoir.

Une Artère ophthalmique impaire part de la pointe antérieure du cœur (fig. I, III, *A. o.*), envoie une branche impaire sur le plafond de l'estomac, une branche à chaque muscle gastrique, et en suivant la courbure antérieure du cardia, arrive sur le ganglion cérébroïde, et là se bifurque en envoyant une branche dans chaque capsule oculaire.

Deux Artères antennaires, paires, partent du cœur, à droite et à gauche de la précédente, s'insinuent entre les faisceaux des muscles gastriques (fig. III, *A. a.*) et passant derrière les ganglions optiques, gagnent la base des antennes.

Un tronc commun partant de la pointe postérieure du cœur, et se bifurquant aussitôt, donne naissance à deux vaisseaux :

Une Artère abdominale dorsale impaire (fig. I, *A. a. d.*) suivant la face dorsale de l'intestin, qui va s'ouvrir largement, dans le telson au-dessus de l'anus ;

Une Artère sternale (fig. I, *A. s. l.*), impaire également, qui se détache de la précédente sur le côté gauche ventral, passe à gauche de l'intestin, traverse la masse nerveuse au niveau de l'intervalle entre la neuvième et la dixième paire de ganglions de cette masse et, arrivée sur la face ventrale du corps, se coude brusquement en avant pour former l'Artère maxillopédieuse (fig. I, IV, (*A. m. p.*)) qui va se distribuer aux deux maxillipèdes développés à ce stade, et aux trois paires de pièces buccales.

Il faut remarquer dans ce système circulatoire l'absence des Artères hépatiques, et de toute trace d'Artère abdominale ventrale.

ORGANES GÉNITAUX. — Il ne semble pas qu'il y ait trace de glandes génitales. THOMPSON assure que chez le Pagure elles n'apparaissent qu'au stade de troisième Zoé. Il semble que d'après ALLEN, il faudrait en chercher les ébauches, qu'il dit avoir vues chez les larves de *Palaeomonetes*, à la face inférieure-antérieure du péricarde. Or en plusieurs points de cette région se trouvent des massifs de cellules prolifératrices disséminés, mais rien n'indique, *a priori*, avant d'avoir pu étudier les stades suivants, que se soient là les ébauches génitales.

APPAREIL RESPIRATOIRE. — Il existe sur les flancs du corps, dans la partie correspondant aux segments non développés, de petites expansions du tégument, en forme de boutons, qui sont les ébauches des branchies. Elles ne présentent pas trace d'organisation. La respiration, à ce stade, se fait évidemment par toute la paroi du corps.

APPAREIL EXCRÉTEUR. — L'appareil excréteur larvaire est constitué par la Glande maxillaire, mais l'Organe antennaire existe déjà à l'état d'ébauche, assez avancée.

La Glande maxillaire, qui s'ouvre à la partie postérieure et externe du 1<sup>er</sup> article de la deuxième mâchoire, se compose de deux portions :

Un canal excréteur court, horizontal, à parois minces épithéliales, se dirigeant vers l'intérieur de l'appendice et donnant vers l'avant un très court cœcum :

Un second canal, suivant l'axe de l'appendice, partant du premier, à parois épaisses, formées de cellules à protoplasme compact et gros noyaux, qui, après un léger coude vers l'extérieur, gagne l'intérieur du corps, et va s'insinuer, montant obliquement d'arrière en avant, entre le système nerveux et l'hépatopancréas, où il se termine en cœcum, à la hauteur de la première mâchoire.

La Glande antennaire se présente, à l'état d'ébauche, à la face inférieure du premier article de l'antenne, comme une masse de cellules où l'on peut distinguer : un sac terminal sphérique, formé d'une assise de cellules claires, à base bien nette, laissant entre elles une cavité, — et un massif de cellules prolifératrices à gros noyaux, coiffant le sac terminal suivant un grand cercle : ces cellules

laissent aussi entre elles une cavité, mais sans communication avec la première : ce massif est le résultat d'une invagination ectodermique, qui s'est refermée et se rouvrira de nouveau pour former l'orifice excréteur de la glande.

**SYSTÈME NERVEUX.** — Le système nerveux comprend trois parties :

- 1° Une masse cérébroïde, avec ses annexes ;
- 2° Une masse thoracique,  
réunies par un collier œsophagien ;
- 3° Une chaîne abdominale.

Dans ces trois parties, la disposition histologique est la même, et montre, groupés au centre d'une masse épaisse de cellules nerveuses à gros noyaux proliférant activement, les faisceaux de fibres, dont seuls les renflements et les rétrécissements indiquent l'emplacement des ganglions, masqué par l'épaisseur de la couche des cellules, — et la direction, la place des connectifs et des commissures.

La masse cérébroïde est formée, normalement, de trois paires de ganglions, dont la première, donnant un nerf optique, qui s'épanouit en un très gros ganglion optique, et la deuxième sont coalescentes jusqu'à mélanger leur masse fibrillaire, tandis que la troisième est située en arrière, sur les côtés de l'œsophage. De ces ganglions de la troisième paire, les fibres commissurales, accompagnant les connectifs œsophagiens, vont passer *derrière l'œsophage*, en *Com.* (fig. 1).

Dans la masse thoracique, il faut distinguer deux régions : dans la première, correspondant aux six paires de ganglions des mandibules, mâchoires et maxillipèdes (ces derniers n'ayant que les deux premières paires développées), les masses fibreuses sont presque coalescentes, tandis que dans la deuxième, formée des cinq dernières paires de ganglions, elles sont bien plus espacées (fig. 1). Mais l'on remarquera que l'état de perfectionnement du système nerveux est le même dans les segments développés et dans ceux qui ne le sont pas encore.

La chaîne abdominale accuse déjà un léger mouvement de concentration vers l'avant, qui a pour effet de placer la cinquième paire de ganglions à la partie postérieure du quatrième anneau, au lieu qu'elle soit normalement dans le cinquième. Les connectifs sont

ici dépourvus de toute enveloppe cellulaire, et les deux files de fibres sont bien distinctes tout le long de leur parcours.

Comme nerfs, il ne m'a pas été possible de saisir que les gros nerfs optiques : l'on peut deviner, au départ de leur ganglion, la direction des fibres des nerfs des appendices, mais non les suivre.

ORGANES DES SENS. — Yeux. — Les yeux sont de très grande taille, comme l'on sait. Ils sont séparés de la cavité du corps par une paroi détachée du conjonctif tégumentaire, entraînant avec elle peut-être de l'épiderme, et ne livrant passage, par un seul orifice, qu'au nerf optique et à l'artère ophthalmique. Cette capsule optique contient un gros ganglion (fig. III, *Ggl. opt.*), après lequel le faisceau des fibres s'épanouit de nouveau pour aller se distribuer à chaque ommatidie.

La cuticule s'épaissit fortement au niveau de chaque ommatidie, comme le montre la figure III.

Otocystes. — A ce stade, ainsi que l'a montré PRETISS chez *Carcinus menas*, l'otocyste n'existe qu'à l'état d'ébauche, sous la forme d'une masse de cellules embryonnaires, peut-être sous-jacente à une légère invagination du tégument, à la face supérieure-antérieure de la base de l'antennule, mais aucune trace de différenciation n'est reconnaissable.

On voit donc que l'anatomie de ces larves est notablement différente de celle de l'adulte : si l'on peut ainsi parler, cette organisation serait du type « macroure ». Ce qu'il importe maintenant d'étudier, c'est comment s'acquerront les caractères du type « brachyoure » et les complications de l'organisme adulte, à travers les stades larvaires ultérieurs qui séparent la première Zoé du Crabe parfait.

#### OUVRAGES CITÉS

1892. ALLEN (E.-I.) Preliminary account of the Nephridia and body-cavity of larva of *Palaemonetes varians* London, *Proc. R. Soc.* Vol. LII, p. 388
1876. CLAUS (C.). Untersuchungen zur Erforschung der Genealogischen Grundlage des Crustacen-Systems (Vienne).
1907. GUYESSE (A.). Études des Organes digestifs chez les Crustacés [*Arch. anat. microsc.*, Paris, Vol. IX, p. 343-489, pl. XII-XIV].

1901. PRENTISS (C.-W.). The Otcocyst of Decapod Crustacea (Its structure, development and fonctions) (*Cambridge, Mass. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ.*, vol. XXXVI, n° 7, p. 466-251, 10 pl.).
1903. THOMPSON M.-T.). The Metamorphoses of the Hermit Crab. (*Bost., Mass., Proc. Soc. Nat. Hist.*, vol. XXXI, p. 147-209, 7 pl.).

## V

## LES DÉTERMINANTS DE LA COULEUR CHEZ LES SOURIS

### ÉTUDE COMPARATIVE

(7<sup>e</sup> Note)

par L. CÉCÉNOT

Professeur à la Faculté des Sciences de Nancy

Des recherches expérimentales sur l'hérédité de la couleur du pelage et des yeux des Souris m'ont conduit à la conception suivante, qui se trouve en parfait accord, d'une façon générale, avec les résultats des travaux analogues portant sur d'autres Mammifères, sur les Insectes, sur les végétaux, etc. : les couleurs qui s'expriment visiblement dans le pelage et les yeux d'une Souris développée dépendent en dernière analyse de substances hypothétiques renfermées dans l'œuf fécondé d'où provient la Souris ; ces *facteurs de la couleur*, qu'on appelle aussi *caractères-unités*, *déterminants* ou *gènes*, sont susceptibles de variation indépendante, et du reste, ce n'est que parce qu'ils peuvent varier séparément que l'on a pu les mettre en évidence et les compter ; les déterminants qui ont varié sont les seuls que nous connaissions et puissions connaître ; s'il y en a d'autres qui sont toujours restés immuables dans toutes les races possibles, il est évident que nous n'avons aucun moyen de nous rendre compte de leur existence ; ils forment un fonds commun sans intérêt au point de vue de l'évolution de l'espèce.

Quoi qu'il en soit, on connaît actuellement chez les Souris six déterminants de la coloration, dont chacun a présenté au cours des âges des changements ou *mutations*. Pour s'y reconnaître, il a bien fallu les désigner d'une façon quelconque, et j'ai proposé des lettres



conventionnelles plus ou moins significatives : ainsi une Souris grise sauvage parfaitement pure, la forme *agouti* des auteurs anglais, est caractérisée par les déterminants *CGFMU* : *C* est la première lettre du mot couleur, *G* du mot gris, *F* du mot foncé, *M* du mot grec μέλις, par allusion aux yeux noirs; *I* du mot intense, *U* du mot uniforme, le pelage étant sur le dos tout entier d'une même teinte.

Si l'un quelconque de ces déterminants présente un changement, les autres restant tels, on obtient une autre Souris, un autre génotype comme dit JOHANSEN, qui est une *mutation* du type dont elle dérive (je ne vois pas d'inconvénient à employer le mot *mutation* à la fois pour désigner le changement de nature d'un déterminant, et l'effet visible que produit ce changement chez l'animal développé). Pour indiquer les changements, d'autres lettres conventionnelles pourront être employées, par exemple *A* (du latin *alba*, blanc), mutation de *C*; *E* (du grec ἐρυθρός, par allusion aux yeux rouges, mutation de *M*; *P* (du mot panachure, mutation de *U*, etc.; et on peut alors dresser une liste par catégories de déterminants, indiquant les mutations que chacun d'eux a présentées (voir cette liste, page LIII).

Il est alors facile d'établir sur le papier toutes les combinaisons possibles de déterminants, à condition que chaque combinaison contienne un déterminant, peu importe lequel, des six catégories connues: ce seront les *formules héréditaires* ou *formules génotypiques*. Il est surabondamment prouvé qu'avec de la patience et du temps, on peut réaliser un génotype de Souris ayant exactement la formule prévue : si nous admettons six catégories certaines de déterminants de la couleur, et en tout neuf mutations des déterminants ancestraux réparties comme dans le tableau (page LIII), il en résulte qu'on peut imaginer 192 combinaisons différentes ou génotypes de Souris, ayant chacune une formule particulière : or, ces combinaisons ont été toutes ou presque toutes obtenues en réalité, après que leur existence possible avait été prévue théoriquement.

Ces 192 formes de Souris diffèrent l'une de l'autre par la constitution génotypique de l'œuf qui leur donne naissance et par les résultats des croisements, mais à l'examen extérieur, même le plus approfondi, il s'en faut de beaucoup que l'on puisse reconnaître un nombre égal de *races*: ainsi les 96 combinaisons, toutes différentes, qui renferment *A* à la place de *C*, donnent, quels que

soient les cinq autres déterminants, une Souris albinos à yeux rouges: on dit alors que ces 96 génotypes appartiennent au même *phénotype*. Les phénotypes jaune et fauve comptent aussi un certain nombre de génotypes distincts, qu'il est fort difficile, peut-être impossible, de diagnostiquer extérieurement. On sent qu'il y a là, pour les divers zoologistes qui poursuivent, indépendamment les uns des autres, des recherches sur l'hérédité en utilisant le matériel classique des Souris, une cause d'erreur tout à fait grave; il est arrivé, par exemple, qu'un auteur a opéré avec des Souris qui lui paraissaient jaunes et qui devaient par conséquent renfermer le facteur que j'ai désigné par la lettre *J*; n'obtenant pas dans les croisements les mêmes résultats que moi, il a pu croire que je m'étais trompé. En réalité, comme on le verra plus loin, il avait entre les mains des Souris à pelage jaunâtre, qui, ayant un phénotype semblable ou peu différent de celui des vraies jaunes à déterminant *J*, pouvaient être prises pour celles-ci, surtout en l'absence de termes de comparaison; mais leur constitution génotypique était tout autre. Aussi, est-il tout à fait nécessaire, lorsque des expériences ne concordent pas avec des résultats positifs, précédemment obtenus par un autre auteur, de bien s'assurer, par échange ou autrement, que l'on opère avec un matériel génotypiquement identique au sien; c'est seulement ainsi qu'on pourra mettre en évidence de nouveaux déterminants ou de nouvelles mutations, car il est bien probable qu'il y en a encore d'inconnues.

Si tout le monde est d'accord sur la nécessité de nommer les déterminants, comme je l'ai proposé, c'est-à-dire d'établir des formules héréditaires, on l'est beaucoup moins sur la nomenclature à employer; il en résulte un casse-tête chinois tel qu'il est vraiment impossible au non-initié de se reconnaître dans des mémoires qui ne sont déjà pas normalement d'une lecture facile: le spécialiste lui-même, assez heureux pour avoir trouvé la clé du labyrinthe, ne peut comprendre un travail étranger qu'avec une table comparative sous les yeux. On verra, par exemple, qu'il n'y a vraiment aucun désaccord entre mes résultats et ceux rapportés par miss DUBHAM, PLATE, CASTLE et LITTLE, dans leurs belles recherches sur l'hérédité de la couleur chez les Souris; mais les différences de nomenclature sont telles, qu'eux-mêmes, de très bonne foi, ne s'en sont point aperçus.

Cette note a pour but d'établir, telles que je les comprends, les homologues des différentes nomenclatures proposées par miss DURHAM, PLATE, CASTLE et LITTLE, HÄCKER et moi; je laisserai de côté celle d'HAGEDOORN, qui est vraiment peu compréhensible et ne porte du reste que sur quelques races assez mal définies. Je prendrai une à une les différentes catégories<sup>1</sup> de déterminants aujourd'hui connues, de façon à établir progressivement la formule complexe de chaque génotype.

**1<sup>re</sup> CATÉGORIE:** Toutes les Souris, à yeux rouges ou à yeux noirs, qui ont le pelage coloré, si faiblement que cela soit, renferment un déterminant général de la couleur, que j'ai appelé *C*, désignation adoptée par tous les auteurs.

Les albinos, qui n'ont pas trace de pigment noir, brun ou jaune, ni dans le pelage, ni dans les yeux, ont une formule héréditaire qui diffère de celle des Souris colorées par une mutation de *C*; on sait que dans les croisements, le caractère albinisme est toujours dominé par le caractère couleur, pour réapparaître ensuite, lors de la seconde génération, dans la proportion mendélienne bien connue. J'ai admis que le déterminant *C*, que l'on peut concevoir comme une certaine substance chimique renfermée dans le plasma germinatif, avait présenté une mutation *A*, c'est-à-dire s'était transformé en une autre substance, de telle nature qu'il manque finalement, dans les cellules épidermiques et oculaires des albinos, un des facteurs de la couleur, peut-être une sorte de chromogène. Miss DURHAM et PLATE, suivant une nomenclature employée ailleurs par BATESON, emploient au lieu de *A*, la lettre *c*, avec cette convention générale qu'une lettre majuscule désigne un déterminant dominant, et la lettre minuscule correspondante le déterminant allélomorphe dominé. Il en résulte les deux manières suivantes d'écrire le croisement entre une Souris colorée et un albinos :

$$C \times A = \frac{C}{A} \text{ (CRÉNOT) } \quad \left| \quad C \times c = Cc \text{ (MISS DURHAM, PLATE) } \right.$$

CASTLE n'a pas de lettre qui corresponde à mon déterminant *A*; il pense, conformément à une hypothèse intéressante, mais

<sup>1</sup> Le numérotage des catégories est naturellement tout à fait arbitraire, et correspond à peu près à l'ordre historique de leur découverte; néanmoins on s'entend pour suivre l'ordre adopté dans cette Note, parce qu'il permet, en partant des formes les plus reconnaissables, de compliquer graduellement les formules génotypiques jusqu'à ce qu'elles soient complètes.

indémontrable, que l'absence de couleur chez les albinos tient à l'atrophie, à la disparition du déterminant général de la couleur  $C$ ; mais, même s'il en était ainsi, ce que je ne veux pas discuter en ce moment, rien n'empêche de désigner cette absence de  $C$  par un symbole, commode pour écrire la formule génotypique.

2<sup>e</sup> ET 3<sup>e</sup> CATÉGORIES : Les quatre races de Souris à yeux foncés, connues sous les noms de grise sauvage (*agouti* ou *golden-agouti*<sup>1</sup> des Anglais), noire, brun-doré (*cinnamon-agouti*), et brune (*chocolate*, *plum*), doivent leur teinte à la coopération du déterminant général de la couleur  $C$  et de deux autres déterminants ayant présenté chacun une mutation. Voici les formules que je leur ai attribuées (1907):

SÉRIE A PIGMENT NOIR —		SÉRIE SANS PIGMENT NOIR —	
Grise sauvage.....	$CGF$	Cinnamon-agouti...	$CGD$
Noire.....	$CNF$	Brune.....	$CND$

$G$  est dominant sur  $N$ ;  $F$  est dominant sur  $D$ .

Le cinnamon-agouti diffère de la Souris grise par l'absence de pigment noir dans les poils, qui ne renferment que du brun et du jaune; la Souris brune n'a que du pigment brun; il n'y a ni noir, ni jaune: les yeux de l'une et l'autre, noirs en apparence, ne renferment que du pigment brun, d'après miss DURHAM. La teinte de ces deux races est donc plus claire respectivement que celle des grises et des noires; aussi ai-je choisi pour désigner les déterminants différentiels la lettre  $F$ , première lettre du mot foncé (présence du noir), et la lettre  $D$ , qui fait allusion à la dilution de la teinte, à la disparition du noir.

Miss DURHAM m'a reproché à plusieurs reprises d'avoir considéré la race brune comme du noir dilué, et le cinnamon-agouti comme du gris dilué; ce n'est encore qu'une question de mot et un malentendu. Comme on le verra plus loin, miss DURHAM a découvert une paire de déterminants 5<sup>e</sup> catégorie,  $D$  et  $d$ , qui correspondent respectivement à deux séries de Souris à coloration foncée et claire:

<sup>1</sup> Les termes *golden-agouti* et *cinnamon agouti*, empruntés aux éleveurs anglais, ont été appliqués inexactement par BATESON dans sa revue de 1903 (The present state of knowledge of colour heredity in Mice and Rats, *Proceed. Zool. Soc. London*, 2, 1903, p. 71); comme j'ai suivi sa nomenclature, j'ai, dans des notes précédentes, appelé à tort *golden-agouti* les Souris d'un brun doré, dont le nom correct est *cinnamon-agouti*; c'est à la teinte de la Souris sauvage que les Anglais appliquent les termes d'*agouti* ou de *golden-agouti*.

n'ayant jamais eu entre les mains de Souris porteuses du déterminant *d* (coloration plus claire), il m'était tout à fait impossible de découvrir la série diluée de miss DUBHAM<sup>1</sup>. Et j'avais néanmoins raison de dire qu'une Souris brune, qui n'a plus que du pigment brun, est plus claire de teinte qu'une Souris d'un noir franc, dont le pigment noir masque le pigment brun, et de même que le cinnamon-agouti est plus clair qu'un gris sauvage.

Pour les quatre races dont il a été question plus haut, la nomenclature de miss DUBHAM est la suivante :

Grise sauvage (agouti) . . . . .	$C\ G\ B$	Cinnamon-agouti . . . . .	$C\ G\ b$
Noire (black) . . . . .	$C\ g\ B$	Brune (chocolate) . . . . .	$C\ g\ b$

Il y a donc, sauf la différence de nomenclature, parfait accord entre les formules : le *B* de miss DUBHAM correspond exactement à à mon déterminant *F* ; *g* à *N*, et *b* à *D*.

CASTLE et LITTLE (1909) n'ont pas développé leur nomenclature d'une façon complète, mais ils ont donné la liste des déterminants qu'ils reconnaissent chez les Souris grises, noires et brunes, entre autres *A* (agouti factor), *B* (black factor) et *Br* (brown ou chocolate factor). Le premier, l'« agouti factor », agit en excluant les pigments noir et brun de certaines parties du poil et produit ainsi le gris tiqueté ou le cinnamon : il correspond bien certainement à mon déterminant *G*. Quant à *B* et à *Br*, facteurs distincts pour la pigmentation noire et la brune, CASTLE a été amené à les imaginer pour rendre compte, dit-il, du résultat des croisements entre Souris noires et brunes : or, comme la différence entre les formules de ces deux races porte uniquement sur les déterminants de la 3<sup>e</sup> catégorie, il en résulte que le *B* de CASTLE et LITTLE correspond à mon *F*, et leur *Br* à mon *D*.

Enfin mon *N* (*g* de miss DUBHAM) n'est pas dénommé, mais parce qu'il correspond évidemment à l'absence de *A* : en effet, CASTLE me reproche (1909, p. 47) de « n'avoir pas reconnu que le gris est simplement du noir plus un second facteur », c'est-à-dire que le gris égale *B* (black) plus *A* (agouti factor).

Les formules sont donc, dans le système de CASTLE et LITTLE :

Grise sauvage . . . . .	$C\ A\ B$	Cinnamon-agouti . . . . .	$C\ A\ Br$
Noire . . . . .	$C\ .\ B$	Brune . . . . .	$C\ .\ Br$

<sup>1</sup> MOREUX a pressenti que mon facteur diluant *b* était tout à fait autre chose que le facteur diluant *d* de miss DUBHAM, et qu'il pouvait y avoir malentendu. (1909, voir p. 500).

C'est-à-dire qu'elles sont calquées sur les miennes et celles de miss DURHAM.

Enfin HÄCKER (1911), dans son beau livre sur l'Hérédité, a encore proposé une nouvelle nomenclature, dans laquelle il introduit une complication qui me paraît superflue : il admet, en outre du facteur général  $C$ , trois facteurs séparés pour la couleur,  $G$  pour le gris,  $N$  pour le noir,  $Ch$  pour le brun chocolat ; chacun de ces facteurs a son allélomorphe,  $g$ ,  $n$ ,  $ch$ , qui correspond à l'absence du déterminant. Quand  $G$ ,  $N$  et  $Ch$  sont réunis, les deux derniers facteurs sont *hypostatiques* par rapport à  $G$ , suivant l'expression de BATESON, c'est-à-dire que l'action de  $G$  masque complètement celle des deux autres déterminants ; de même  $N$  est *épistatique* à  $Ch$ , c'est-à-dire le masque, quand  $N$  se trouve, en l'absence de  $G$ , réuni à  $Ch$ . Les formules proposées sont donc :

Grise sauvage . . .	$CGNCh$		»	$CgnCh$
Noire . . . . .	$CgNCh$			

On voit qu'HÄCKER ne tire aucun parti du facteur  $ch$ , dominé par son allélomorphe  $Ch$  ; il est donc inutile, aussi bien que  $Ch$  qui est commun à toutes les formules : par conséquent celles-ci se réduisent à  $CGN$ ,  $CgN$  et  $Cgn$ , et il n'y a aucune difficulté à homologuer ces lettres à celles employées par les auteurs précédents.

La nomenclature d'HÄCKER repose sur une conception des déterminants qui est plus weismannienne que mendélienne ; s'il est parfaitement vrai qu'une Souris grise a trois pigments, noir, brun et jaune, arrangés d'une certaine façon, et aussi du blanc, ce serait retomber dans une erreur ancienne que d'imaginer théoriquement autant de déterminants qu'il y a de particularités de coloration ; on ne doit admettre strictement que le nombre de facteurs mis en évidence par les expériences. De l'analyse des facteurs de la coloration, il ressort du reste ce fait, qui de prime abord paraît paradoxal, qu'il n'y a pas parmi eux de déterminant pour tel ou tel pigment précis. Comme je le montrerai plus loin, il semble que la combinaison  $CGFMU$  (qui est celle de la Souris grise sauvage, ancêtre probable) représente le déterminant global pour tous les pigments arrangés d'une certaine façon, et que chacune des neuf mutations reconnues aujourd'hui a sur ce type primaire un effet modificateur ou inhibiteur, en excluant tel ou tel pigment (ce qui

laisse la place aux autres tantôt dans une région, tantôt dans une autre, d'une façon partielle ou totale : d'où il résulte une grande variété de teintes.

J'ai établi également, en 1905 et 1907, la formule de deux autres races à yeux noirs, de la série à pigment noir : les Souris grises à ventre blanc et les Souris jaunes. La première diffère de la Souris grise sauvage par la teinte du ventre, qui, au lieu d'être gris-clair, est blanc roussâtre, avec un bouquet de poils roux entre les deux pattes de devant et une bordure un peu plus rousse sur les flancs : cette Souris a souvent de gros yeux saillants, de sorte qu'elle ressemble d'une façon frappante au Mulot (*Mus sylvaticus* L. : au point de vue déterminants, il y a substitution, dans la formule héréditaire, d'un déterminant  $G'$  à la place de  $G$  : dans les croisements,  $G'$  est dominant sur  $G$  et sur  $N$ .

Les Souris jaunes sont caractérisées par un déterminant  $J$ , allélomorphe à  $G'$ ,  $G$  et  $N$ , et qui les domine tous dans les croisements : elles sont d'une teinte très variable, allant du jaune gris sale à une teinte très pâle, presque crème, en passant par le jaune le plus vif et le plus franc : le ventre est tantôt jaune clair, tantôt parfaitement blanc. Cette race présente la particularité extraordinaire de ne pouvoir exister qu'à l'état d'hétérozygote, comme l'ont confirmé DAVENPORT, MORGAN, CASTLE et MISS DURHAM : il paraît bien que les gamètes porteurs du déterminant  $J$  forment, lorsqu'ils sont unis, un zygote  $JJ$  qui n'est pas viable et meurt sans se développer ; il n'y a que les zygotes renfermant  $J$  dominant un autre déterminant allélomorphe ( $G'$ ,  $G$  ou  $N$  qui peuvent évoluer.

En remplaçant dans les formules des Souris grises à ventre blanc et des Souris jaunes le déterminant  $F$  par son allélomorphe  $D$ , on obtient deux nouvelles races : l'une est un cinnamon-agouti d'un brun-jaunâtre, dépourvu de pigment noir dans les poils, mais qui a le ventre blanc roux, ce qui le différencie aisément du cinnamon-agouti à ventre gris  $C G D$  ; l'autre est une Souris jaune d'or, à peu près impossible à distinguer sûrement de son symétrique  $\frac{C J F}{D}$ .

Les yeux de l'une et l'autre races, noirs en apparence, ne renferment aussi que du pigment brun (MISS DURHAM).

Voici, dans ma nomenclature, les formules des quatre génotypes dont il vient d'être question :

Jaune .....	$\frac{C J F}{\cdot}$	Jaune d'or.....	$\frac{C J D}{\cdot}$
Grise à ventre blanc...	$C G' F$	Cinnamon-agouti à ventre blanc .....	$C G' D$

Jusqu'ici, personne n'a proposé un changement pour la lettre  $G'$  ; quant aux races jaunes, leur nomenclature est des plus embrouillées, comme on va en juger : miss DURHAM (1911) a changé le symbole de mon déterminant  $J$  et l'appelle  $Y$  (de *yellow*, jaune), tandis que PLATE (1910) nie l'existence même du déterminant qu'il trouve inutile ; or, je me suis assuré qu'il n'avait jamais eu entre les mains de vraies Souris jaunes ; en examinant des individus élevés par PLATE, j'ai reconnu des races à pelage jaunâtre, dont je préciserai plus loin la formule héréditaire, qui peuvent être prises, en l'absence de termes de comparaison authentiques, pour des Souris possédant le déterminant  $J$  ; du reste PLATE, avec beaucoup de bonne foi, en a convenu lui-même. Naturellement les déterminants  $Y$  et  $y$  auxquels PLATE a donné place dans ses formules ne correspondent nullement à l' $Y$  de miss DURHAM, et nous fixerons plus loin leurs véritables homologies.

Quant à CASTLE et LITTLE, qui ont bien étudié de vraies Souris jaunes, ils ont imaginé un déterminant  $R$  (*restriction factor*) qui a la propriété de limiter à l'organe visuel les pigments noir et brun, de sorte que le pelage devient jaune ; mais d'autre part, leur facteur  $Y$ , en agissant sur  $C$ , a le même effet ; il me semble que l'un est de trop.

4<sup>e</sup> CATÉGORIE : Dans toute une série de Souris à pelages colorés, les yeux sont rouges ; en réalité, ceux-ci ne sont pas absolument dépourvus de pigment comme les yeux des albinos, mais il y en a si peu qu'on perçoit mal la différence ; toutes ces races ont corrélativement un pelage plus clair que celui des Souris à yeux noirs correspondantes, parce que les pigments sombres, quantitativement moins abondants, manquent à l'extrémité des poils.

J'ai montré en 1907 que la série des Souris à pelages colorés et à yeux rouges et celle des Souris à yeux noirs différaient par un déterminant nouveau, ajoutant son action à celui des facteurs définis dans les catégories précédentes ; j'ai donné le symbole  $M$  (de *μῆλιν*, noir) au déterminant dominant des Souris à yeux noirs, et le



symbole *E* (de *ερυθρός*, rouge) au déterminant dominé des Souris à pelage clair et à yeux rouges.

Les deux séries comprennent les génotypes suivants (voir Tableau I) :

TABLEAU I.

SÉRIE A YEUX FONCÉS			SÉRIE A YEUX ROUGES		
—			—		
Série à pigment noir	Grise sauvage.....	$CGFM$	Fauve <i>p. gray</i> de CASTLE et LITTLE)	$CGFE$	
	Grise à ventre blanc	$CG'FM$	Fauve.....	$CG'FE$	
	Noire.....	$CNFM$	Gris perle ( <i>lilac, blue lilac</i> )	$CNFE$	
	Jaune.....	$CJFM$ $\frac{7}{7}$	Jaune.....	$CJFE$ $\frac{7}{7}$	
Série sans pigment noir	Cinnamon-agouti.	$CGDM$	Fauve ( <i>p. cinnamon</i> de CASTLE et LITTLE)	$CGDE$	
	Cinnamon-agouti à ventre blanc	$CG'DM$	Fauve à ventre blanc..	$CG'DE$	
	Brune.....	$CNDM$	Café au lait ( <i>champagne</i> )	$CNDE$	
	Jaune d'or.....	$CJDM$ $\frac{7}{7}$	Jaune.....	$CJDE$ $\frac{7}{7}$	

Les génotypes  $CGFE$ ,  $CG'FE$ ,  $CGDE$ , que j'ai appelés fauves, ont le même phénotype et sont à peu près impossibles à distinguer extérieurement les uns des autres, d'autant plus qu'ils ont une gamme de variation très étendue, allant d'un fauve sale, rappelant presque le cinnamon-agouti, à une teinte claire, presque jaune. Ce sont précisément ces fauves que PLATE a pris pour des Souris jaunes à déterminant *J*, et qu'il a appelés *gelb*, *graugelb*, *hellgelb*, *völllich graugelb*; obtenant naturellement avec eux des résultats différents de ceux que j'avais annoncés, notamment au point de vue de la dominance de *J*, il a cru à une erreur de ma part; mais l'échange de nos races de Souris l'a convaincu de notre parfait accord; j'ai vérifié, *de visu* et par le croisement des pseudo-jaunes que PLATE a bien voulu m'envoyer, que c'étaient des fauves, comme je le supposais *a priori*, après la lecture de ses mémoires.

De même les deux génotypes hétérozygotes  $\frac{CJFE}{7}$  et  $\frac{CJDE}{7}$  ont le même phénotype jaune et ne peuvent être distingués que par des croisements appropriés. Les Souris gris perle (*lilac* de DARBISHIRE, *blue lilac* de miss DURHAM, *gelbsilbern* de PLATE, *pink-eyed*

*blue* de CASTLE et LITTLE) sont au contraire bien caractérisées par leur coloration, plus ou moins intense suivant les individus, de même que les café-au-lait (*champagne* de miss DURHAM, *weissgelb* de PLATE, *pink-eyed lilac* de CASTLE et LITTLE); ces dernières ont une teinte intermédiaire à celle des fauves et des gris-perle, et avec un peu d'habitude, peuvent facilement en être distinguées.

Les déterminants  $M$  et  $E$  ont été retrouvés très exactement par miss DURHAM et par PLATE, mais ils en ont changé les désignations: miss DURHAM emploie respectivement les lettres  $E$  et  $e$ , et PLATE les lettres  $Y$  et  $y$ . La formule génotypique de la Souris grise sauvage, par exemple, qui est pour moi  $CGFM$ , devient dans le système de miss DURHAM  $CGBE$ , dans celui de PLATE  $CGBY$ ; la Souris café-au-lait a pour moi la formule  $CNDE$ , pour miss DURHAM  $Cybe$ , pour PLATE  $Cyby$ , etc.

CASTLE et LITTLE ne dénomment pas avec précision mon déterminant  $M$  ( $E$  de miss DURHAM); ils le reconnaissent cependant, mais l'appellent le facteur « *dark-eyed* ». Leur facteur  $p$ , déterminant des yeux roses ou d'une faible quantité de pigment, correspond sûrement à mon  $E$  ( $e$  de miss DURHAM).

5<sup>e</sup> CATÉGORIE : Miss DURHAM (1908) a mis en évidence une 5<sup>e</sup> catégorie de déterminants, qu'elle appelle respectivement  $D$  (du mot *dense*) et  $d$  (du mot *dilute*), dont l'effet s'ajoute à celui des déterminants précédemment définis; les formes qui possèdent  $d$  sont toujours plus claires que celles, de formule symétrique, qui renferment  $D$ ; CASTLE, chez les Lapins, puis CASTLE et LITTLE chez les Souris, ont aussi reconnu l'existence de ces deux facteurs, qu'ils désignent par les lettres  $I$  (*intensity factor*) et  $d$  (*dilution factor*). Comme j'ai déjà employé plus haut la lettre  $D$ , je suivrai, en dépit de la priorité, la nomenclature de CASTLE.

Toutes les races définies plus haut renferment le déterminant dominant  $I$ ; il y a, ou il doit y avoir, une série symétrique de races claires à déterminant dominé  $d$  (voir Tableau II).

Toutes les Souris que j'ai élevées appartenaient à la série dense et renfermaient le déterminant  $I$ ; je n'ai jamais eu entre les mains de Souris portant le déterminant  $d$ ; aussi la connaissance, encore incomplète, des formes de la série diluée repose-t-elle uniquement sur les résultats obtenus par miss DURHAM d'une part, CASTLE et LITTLE d'autre part. Quelques génotypes de cette série sont assez reconnaissables: le « *silver-agouti* » (*silver brown* des éleveurs

anglais, *blue gray* de CASTLE et LITTLE) est un peu plus clair qu'une Souris grise sauvage; le « *blue* » a un pelage d'un noir dilué<sup>1</sup>; le « *silver cinnamon-agouti* » (*pale cinnamon* de CASTLE et LITTLE) et le « *silver-fawn* » ont seulement du pigment brun dans les yeux, pas de pigment noir dans les poils, et une teinte générale plus claire que leurs symétriques de la série dense. Dans le tableau ci-dessous, les génotypes de la série diluée qui n'ont pas

TABLEAU II.

SÉRIE DENSE		SÉRIE DILUÉE	
Série à yeux foncés	Grise sauvage... <i>CGFM I</i>	Silver-agouti ( <i>blue gray</i> )... <i>CGFM d</i>	
	Grise à ventre blanc. <i>CG'FM I</i>	» <i>CG'FM d</i>	
	Noire..... <i>CNFM I</i>	Blue..... <i>CNFM d</i>	
	Jaune..... <i>CJFM I</i>	Jaune pâle ( <i>cream</i> ).... <i>CJFM d</i>	
	Cinnamon-agouti <i>CGDM I</i>	Silvercinnamon-agouti <i>CGDM d</i>	
	Cinnamon-agouti à ventre blanc. <i>CG'DM I</i>	» <i>CG'DM d</i>	
	Brune..... <i>CNDM I</i>	Silver-fawn..... <i>CNDM d</i>	
	Jaune d'or..... <i>CJDM I</i>	» <i>CJDM d</i>	
	Fauve..... <i>CGFE I</i>	P. pale gray..... <i>GGFE d</i>	
	Fauve..... <i>CG'FE I</i>	» <i>CG'FE d</i>	
Série à yeux rouges	Gris perle..... <i>CNFE I</i>	Pale blue..... <i>CNFE d</i>	
	Jaune..... <i>CJFE I</i>	» <i>CJFE d</i>	
	Fauve..... <i>CGDE I</i>	P. pale cinnamon.... <i>CGDE d</i>	
	Fauve à ventre blanc. <i>CG'DE I</i>	» .... <i>CG'DE d</i>	
	Café au lait.... <i>CNDE I</i>	Silver champagne.... <i>CNDE d</i>	
	Jaune..... <i>CJDE I</i>	» <i>CJDE d</i>	

encore été obtenus effectivement, mais dont l'existence est néanmoins certaine, sont indiqués par des guillemets; on peut du reste prévoir, ou peu s'en faut, quel sera leur phénotype.

Quant à PLATE, bien qu'il emploie les lettres *D* et *d* dans ses formules génotypiques, à l'exemple de miss DURHAM, je crois qu'il n'a en entre les mains, comme moi, que des races de la série dense, car

<sup>1</sup> Les « *blue* » correspondent probablement aux « *chinchilla* », dont SCHUSTER donne une figure colorée (1905).

il ne paraît pas avoir obtenu de « *blue* » et de « *silver fawn* », les deux formes les plus caractéristiques de la série diluée. Il a dû désigner par *d* des individus appartenant réellement à la série dense, mais présentant, ce qui n'est pas rare, une teinte accidentellement plus claire que celle du type.

6<sup>e</sup> CATÉGORIE : La sixième catégorie a trait à la panachure, qualité superposée aux autres déterminants des catégories précédentes. J'ai montré en 1904, en même temps qu'ALLEN, que la panachure était en rapport avec un déterminant *P*, dominé par *U*, son allélomorphe, facteur de la coloration uniforme : miss DURHAM a substitué aux lettres que j'avais proposées les symboles *S* et *s* (*spotting*), tandis que CASTLE et LITTLE emploient les lettres *U* et *s* ; HÄCKER, à son tour, propose pour le même objet *U* et *u*.

Miss DURHAM a découvert dans cette catégorie une mutation nouvelle, consistant en une panachure qui, cette fois, est dominante sur le pelage uniforme ; elle la désigne par le symbole *P*, du mot *piebald*, qui a l'inconvénient de prêter à confusion avec mon déterminant *P* ; deux Souris panachées, de cette série dominante (*P* de miss DURHAM) peuvent donner des petits à pelage uniforme, aussi bien que des panachés, tandis que deux Souris panachées de la série dominée (mon déterminant *P*), donnent indéfiniment des Souris plus ou moins panachées, mais jamais de pelage uniforme. Je n'ai pas eu entre les mains de Souris à panachure dominante, et il serait bien désirable que l'étude incomplète qu'en a faite miss DURHAM soit continuée.

Le tableau suivant (Tableau III) résume la synonymie embrouillée des différentes nomenclatures ; dans chaque catégorie, les déterminants sont rangés suivant l'ordre de leur dominance ; les guillemets indiquent que l'auteur ou ne s'est pas occupé du déterminant dont il est question, ou bien ne l'a pas eu dans son matériel d'expériences. Entre parenthèses est indiquée l'origine de la lettre symbolique.

En somme il y a deux systèmes de nomenclature ; lequel choisir ? Tout amour-propre d'auteur mis à part, et bien que mes symboles aient les droits de la priorité, il est évident que le système de miss DURHAM, en y ajoutant *G*, est le plus complet de tous ; mais l'usage des minuscules, qui donnent de suite la notion d'allélomorphie et de dominance, très commode quand il n'y a eu qu'une mutation dans une catégorie, devient gênant quand il y en a plusieurs, comme

TABLEAU III.

Catégories	GRÉNOT	MISS DURHAM	PLATE	CASTLE et LITTLE	HÄCKER
1	<i>C</i> (couleur) <i>A</i> (albinisme)	<i>C</i> <i>c</i>	<i>C</i> <i>c</i>	<i>C</i> absence de <i>C</i>	<i>C</i> <i>c</i>
2	<i>J</i> (jaune) <i>G'</i> <i>G</i> (gris) <i>N</i> (noir)	<i>Y</i> (yellow) " <i>G</i> <i>g</i>	" " <i>G</i> <i>g</i>	? <i>B</i> (restriction factor) ou <i>Y</i> " <i>A</i> (agouti factor) absence de <i>A</i>	" " <i>G</i> <i>g</i>
3	<i>F</i> (foncé) <i>D</i> (disparition du noir)	<i>B</i> (black) <i>b</i>	<i>B</i> <i>b</i>	<i>B</i> <i>Bv</i> (brown)	<i>N</i> <i>n</i>
4	<i>M</i> ( $\frac{p\bar{e}Lz\bar{c}}{z\bar{c}}$ ) <i>E</i> ( $\frac{z\bar{c}p\theta\bar{c}z}{z\bar{c}}$ )	<i>E</i> <i>e</i>	<i>Y</i> <i>y</i>	Dark-eyed <i>p</i> (pink-eye ou paucity factor)	" "
5	<i>I</i> " "	<i>D</i> (dense) <i>d</i> (dilute) <i>P</i> (piebald) <i>S</i> (self-colour)	<i>D</i> et <i>d</i> " " "	<i>I</i> (intensity factor) <i>d</i> (dilution factor) " <i>U</i> <i>s</i>	" " " <i>U</i> <i>u</i>
6	<i>U</i> (uniforme) <i>P</i> (panachure)	" " " <i>s</i>	" " " <i>s</i>	" " " <i>s</i>	" " " <i>s</i>

dans la deuxième et la sixième catégories ; il a encore l'inconvénient de ne pas réserver l'avenir, en cas de découverte d'une nouvelle mutation dominée par celle désignée auparavant par un symbole minuscule. Peu importe au fond, puisque le tableau que j'ai donné plus haut permet de passer facilement d'une nomenclature à une autre ; il faut espérer, du reste, lorsque la question sera à peu près épuisée, que l'on imaginera un symbolisme plus facile à manier et plus général que ceux que miss DURHAM et moi avons employé.

Il semble bien, d'après tout ce qui précède, qu'on peut attribuer un effet physiologique propre à chaque mutation des déterminants primitifs, ce qui fournirait peut être un point de départ pour une nomenclature rationnelle ; on peut, en effet, prédire avec une quasi-certitude la teinte d'un génotype de Souris, *non encore obtenu*, par le simple examen de sa formule.

Il n'est pas douteux que le type primitif de la Souris est la forme grise sauvage  $CGFMU$ , ou peut être la grise à ventre blanc  $CG'FMU$  ; la teinte particulière du dos est due à un mélange de grands et forts poils noirs et de poils zonés dont l'extrême pointe est noire, la partie moyenne jaune et la base noire. C'est ce thème ancestral que chaque mutation va modifier d'une façon spécifique :  $A$  à la place de  $C$  abolit toute pigmentation ;  $J$  et  $N$ , à la place de  $G$ , ont un effet inverse l'une de l'autre ; la première mutation augmente énormément la proportion du jaune dans les poils, ce qui fait disparaître plus ou moins complètement le pigment foncé, tandis que la seconde diminue jusqu'à presque complète disparition le pigment jaune, ce qui produit une augmentation du pigment foncé.  $D$  à la place de  $F$  inhibe la production du pigment noir seul, sans effet sur le jaune ; il en résulte que  $CJD$  est d'un jaune plus vif que  $CJF$ , puisque le noir qui assombrissait légèrement le jaune a disparu ; que  $CGD$  est plus clair, plus doré que  $CGF$  ; que la combinaison  $CND$  (dont le jaune est déjà supprimé par l'action de  $N$ ) est brune, tandis que  $CNF$  est noire.

$E$  à la place de  $M$  et  $d$  à la place de  $I$  sont l'une et l'autre des mutations diluant la couleur, mais de façon différente :  $E$  a de l'effet surtout sur le pigment oculaire et un peu moins sur les pigments foncés des poils, sans toucher au jaune ; aussi le fauve  $CGFE$  a-t-il des yeux rouges et un pelage jaunâtre, tandis que les

jaunes à yeux rouges  $CFFE$  et  $CJDE$  sont d'un jaune aussi intense que les  $CJFM$  et  $CJDM$  à yeux noirs.

$d$  à la place de  $I$ , autant que j'en puis juger, n'ayant pas étudié personnellement cette mutation, n'a pas d'effet sensible sur le pigment oculaire, mais agit à la fois sur les pigments foncés et le jaune en diluant leur teinte. Aussi je suis certain que la forme  $CJDM d$ , qui n'a encore été obtenue par personne, a des yeux noirs et un pelage d'un jaune très pâle, tandis que les  $CFFE d$  et  $CJDE d$ , qui sont également inconnus, ont des yeux rouges (à cause de  $E$ ) et le même pelage jaune pâle que le précédent génotype.

Enfin  $P$  à la place de  $U$  inhibe la production de tout pigment dans des parties localisées du pelage, sans jamais avoir d'effet sur le pigment oculaire.

Le tableau II donne la liste de 32 génotypes à pelage coloré uniformément, dont 16 à yeux noirs et 16 à yeux rouges ; il y a 32 autres génotypes semblables comme teinte, mais panachés de blanc (panachure dominée, mon déterminant  $P$ ), et il doit y avoir 32 autres génotypes à panachure dominante ( $P$  de miss DURHAM), soit en tout 96 génotypes colorés. En remplaçant  $C$  par  $A$ , on obtient la formule de 96 autres génotypes appartenant tous au phénotype albinos. La somme totale est de 192 génotypes de *Mus musculus*, en ne considérant que la couleur.

Ce chiffre est-il définitif ? C'est peu probable, car en plus des découvertes possibles de nouvelles catégories et de nouvelles mutations, on sait déjà qu'il y a des mutations mal connues qui n'ont pas encore été classées : c'est le cas des « sables » des auteurs anglais ; ces Souris présentent sur le dos une ligne sombre, noire ou brune, tantôt étroite, tantôt très large, dont les poils renferment les trois pigments arrangés comme chez la Souris sauvage ; les flancs et le ventre sont jaunes. Quand la Souris « sable » avance en âge, elle devient difficile à distinguer d'un jaune ordinaire, la marque dorsale s'atténuant ; enfin cette race est toujours hétérozygote comme les Souris jaunes et a de même une tendance à devenir très grasse. On ne connaît pas la formule héréditaire de ces « sables », malgré les divers croisements tentés par miss DURHAM. D'autre part HAGEDOORN paraît avoir eu entre les mains des Souris jaunes (?) qui ne se comportaient pas comme les jaunes ordinaires,

en ce sens qu'elles pouvaient être homozygotes ; c'était peut-être une mutation nouvelle, dont la formule n'a pas été débrouillée.

Mais il est évident que la question des déterminants de la couleur des Souris ne fera désormais de progrès que si les auteurs veulent bien s'astreindre, non pas seulement à donner d'une façon claire et détaillée les résultats des croisements qu'ils ont tentés, mais surtout à définir rigoureusement leurs génotypes en se servant des formules définies par les travaux antérieurs. En reprenant avec patience tous les symboles et tous les calculs, j'ai voulu montrer que jusqu'ici, en dépit des variations baroques des nomenclatures, tout le monde était parfaitement d'accord sur le fond ; il était essentiel de s'en assurer afin de donner une base solide aux spéculations et aux travaux futurs.

Nancy, 19 Mai 1911.

#### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1904. ALLEN. The heredity of coat color in Mice (*Proc. Amer. Acad. of Arts and Sciences*, XL, p. 61).
1909. CASTLE et COLLABORATEURS. Studies of inheritance in Rabbits (*Carnegie Inst. of Washington*, publ. n° 114).
1909. CASTLE et LITTLE. The peculiar inheritance of pink eyes among colored Mice (*Science*, XXX, p. 313).
1907. CÉXNOT. Recherches sur l'hybridation (*Proc. of the 7<sup>th</sup> Intern. Zool. Congress, Boston*, p. 43) [paru en 1909].
1908. CÉXNOT. Sur quelques anomalies apparentes des proportions mendéliennes (*Arch. Zool. exp.* [4], IX, NOTES ET REVUE, p. VII).
1908. DURHAM (miss F.-M.). A preliminary account of the inheritance of coat-colour in Mice (*Reports to the Evolution Committee, Royal Society*, Report IV, p. 41).
1911. DURHAM (miss F.-M.). Further experiments on the inheritance of coat colour in Mice (*Journal of Genetics*, I, p. 139).
1911. HAECKER. Allgemeine Vererbungslehre (*Braunschweig*, Vieweg u. Sohn).
1909. HAGEDOORN. Mendelian inheritance of sex (*Arch. f. Entwickl.*, XXVIII, p. 1).
1909. MORGAN. Recent experiments on the inheritance of coat colors in Mice (*The amer. Natur.*, XLIII, p. 494).
1910. PLATE. Die Erbformeln der Farbenrassen von *Mus musculus* (*Zool. Anz.*, XXXV, p. 634).
1910. PLATE. Vererbungslehre und Deszendenztheorie (*Festschrift R. Hertwig*, II, p. 537).
1905. SCHUSTER. Results of crossing grey (house) Mice with albinos (*Biometrika*, IV, p. 1).

Paru le 29 Juillet 1911.

Les directeurs :

G. PRUVOT et E.-G. RACOVITZA.



# ARCHIVES

DE

## ZOOLOGIE EXPERIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT

ET

E. G. RAGOVITZA

Professeur à la Sorbonne  
Directeur du Laboratoire Arago

Docteur ès sciences  
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

---

5<sup>e</sup> Série T. VIII.

NOTES ET REVUE

1911. N<sup>o</sup> 3.

---

### VI

SUR DEUX ESPÈCES NOUVELLES DE BRYOZOIRES  
DE LA MÉDITERRANÉE : *IDMONEA ARBOREA* n. sp.  
ET *AMATHIA PRUVOTI* n. sp.

par LOUIS CALVET

Chargé d'un Cours de Zoologie (P. C. N.) à la Faculté des Sciences de Montpellier.

Parmi les matériaux bryozoologiques dont la Direction du Laboratoire Arago de Banyuls-sur-Mer a bien voulu me confier l'étude, se trouvent un Cyclostome et un Clénostome qui me paraissent constituer deux espèces nouvelles, se rangeant respectivement dans les genres *Idmonea* et *Amathia*. Je désignerai la première : *Idmonea arborea*, afin de rappeler le port vigoureux, dressé et ramifié que possède la colonie, et j'appellerai la seconde : *Amathia Pruvoti*, pour attacher à cette espèce le nom du savant directeur du laboratoire Arago, M. le professeur Pruvot, à qui je suis heureux de la dédier.

*Idmonea arborea* n. sp.

Fig. 1.)

Diagnose : Colonie non rampante sur le substratum, dressée ou sub-dressée, atteignant d'assez grandes dimensions en hauteur, ramifiée dichotomiquement à peu près sur un même plan, mais avec une légère incurvation des rameaux soit dans le sens dorso-frontal, soit dans le sens latéral. Section transversale des rameaux, subtriangulaire.

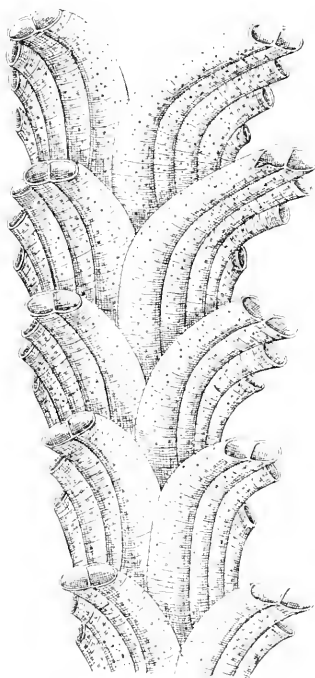


FIG. 1. — *Idmonea arborea* n. sp. =  
portion de rameau, vue frontale :  $\times 22$ .

Séries transversales des zoécies en semi-alternance, à droite et à gauche d'une dépression longitudinale frontale, sinneuse, et dans une situation quelque peu oblique par rapport à l'axe des rameaux.

Zoécies au nombre de 3 à 5 dans chaque série où elles sont disposées suivant une seule rangée, s'incurvant sur le plan latéro-frontal des rameaux, au-dessus duquel elles s'élèvent à une hauteur graduellement décroissante du bord interne de la série vers le bord externe. Zoécies coalescentes entre elles sur une hauteur d'autant plus grande qu'elles sont elles-mêmes plus élevées, les zoécies les plus internes de la série pouvant être coalescentes sur toute leur longueur ou ne présenter qu'une

courte portion terminale libre, tandis que la zoécie la plus externe, qui occupe le bord latéro-dorsal du rameau, peut-être complètement libre ou n'être coalescente que sur une très faible hauteur.

Surface générale latéro-frontale de la colonie ornementée de faibles rides transversales et de pores très petits, s'étendant, les uns et les autres, sur la portion dressée des zoécies. Face dorsale aplatie ou légèrement concave, dépourvue de stries longitudinales,

mais ornementée de pores très petits et de stries concentriques d'accroissement très accusées et à convexité antérieure.

Ovicelle inconnue.

Cette espèce, qui rapelle à quelques égards, mais avec des dimensions très exagérées, la variété *radiata* de l'*Idmonea serpens* (Linné), est représentée dans la collection, par deux colonies mesurant près de 4 centimètres de hauteur. En dehors des points de dichotomisation, la largeur des rameaux, prise par la face dorsale et indépendamment des saillies zoéciales, varie entre 1<sup>mm</sup> et 1<sup>mm</sup>5; le diamètre des orifices zoéciaux est de 0<sup>mm</sup>180 à 0<sup>mm</sup>225, tandis que celui des tubes zoéciaux dans leur partie zoariale varie entre 0<sup>mm</sup>275 et 0<sup>mm</sup>340.

Les deux échantillons ont été récoltés par le "Roland" Campagne d'Août 1901, entre le Cap Bagur et Blanes.

*Amathia Pruvoti* n. sp.

(Fig. 2.)

Diagnose : Zoécies disposées sur deux rangées, côte à côte et en partie coalescentes, formant des groupes de huit à treize paires de zoécies de hauteur légèrement décroissante vers l'extrémité du groupe, occupant la moitié supérieure des branches d'une colonie ramifiée dichotomiquement, et autour desquelles les zoécies sont disposées suivant une spirale très allongée, dont la projection sur un plan ne forme jamais un cercle complet. Exceptionnellement, deux groupes de zoécies peuvent prendre place sur un même rameau, entre deux dichotomisations, le second groupe occupant toujours la partie distale du rameau. Une plaque de communication ou « rosette-plate » existe à la base de chaque branche, au voisinage immédiat de la bifurcation, très obliquement située par rapport à l'axe de la branche; une seconde plaque de communication se trouve immédiatement au-dessus du premier groupe de zoécies, dans les rameaux porteurs de deux groupes.

Colonie d'une couleur jaune-brun, à port dressé, pouvant atteindre 10 centimètres de hauteur, à rameaux à peu près rectilignes et assez régulièrement cylindriques, mesurant de 0<sup>mm</sup>109 à 0<sup>mm</sup>12 de diamètre et présentant vers leur base un étranglement plus ou moins accentué, au niveau duquel paraissent s'effectuer les mouvements de flexion des branches.

Dans un travail assez récent, WATERS (1910), p. 242, a donné un tableau résumant la distribution géographique des différentes espèces du genre *Amathia*, tableau où les espèces suivantes sont indiquées comme ayant été signalées dans la Méditerranée : *A. lendigera* Linné, *A. semi-convoluta* Lamouroux et *A. Vidovici* (Heller). A ces trois espèces, il convient, peut-être, d'ajouter

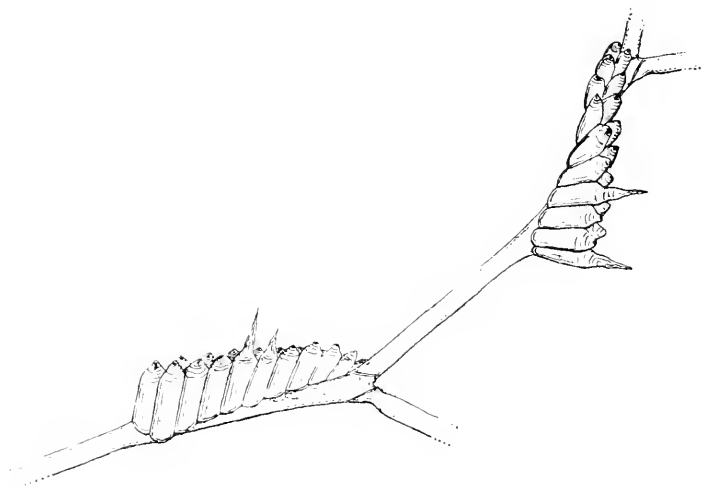


FIG. 2. — *Amathia Pruvoti* n. sp. = portion de colonie montrant deux groupes de zoécies;  $\times 22$ .

*A. unilateralis* Lamouroux, décrite par cet auteur comme habitant la Méditerranée et qu'il ne faut pas confondre avec la *Serialaria unilateralis* Risso qui n'est pas une *Amathia*.

L'*Amathia Pruvoti* est une forme intermédiaire entre *A. lendigera* Linné et *A. semi-convoluta* Lamouroux, se rapprochant beaucoup plus, cependant, de la première que de la seconde. Comme *A. lendigera*, elle possède les groupes zoéciaux à l'extrémité distale des rameaux, mais ces groupements présentent sur ceux d'*A. lendigera* des différences tenant au nombre des zoécies qui les constituent et aussi au mode même de distribution des ces dernières autour du rameau. Dans *A. lendigera*, en effet, les zoécies sont au nombre de quatre à huit paires pour chaque groupe, tandis qu'on

en compte de huit à treize paires dans *A. Pruvoti* où elles sont distribuées, autour du rameau, suivant une disposition spiralee très évidente, alors que, dans *A. lendigera*, les zoécies d'un même groupe sont distribuées suivant deux génératrices du cylindre que forme le rameau. L'*A. lendigera* a d'ailleurs un port rampant, cuscutoforme, et les rameaux, épousant la forme du substratum, présentent, ça et là, des élargissements, des étranglements et des incurvations, que l'on ne constate jamais dans *A. Pruvoti* dont le port est dressé. Le diamètre des rameaux dans les parties non déformées est aussi inférieur à celui des rameaux d'*A. Pruvoti*, et il varie chez *A. lendigera* entre 0<sup>mm</sup>076 et 0<sup>mm</sup>087.

D'autre part, l'*A. Pruvoti* ne saurait être confondue avec l'*A. semiconvoluta* Lamouroux. Celle-ci, très irrégulièrement ramifiée, présente sur chaque rameau, un nombre plus ou moins grand de groupes zoéciaux (2 à 6), très rapprochés les uns des autres et comprenant chacun de nombreuses paires de zoécies (18 à 25), qui sont distribuées suivant une spirale allongée, décrivant au moins un cercle complet autour du rameau.

Les trois espèces : *A. lendigera*, *A. Pruvoti* et *A. semi-convoluta* se trouvent dans les matériaux que le Laboratoire Arago m'a confiés. L'*Amathia Pruvoti* y est représentée par quelques échantillons dragués sur les fonds rocheux du Cap de Pierrefite, près de Banyuls-sur-Mer; ils servent de substratum à quelques autres Bryozoaires dont je donnerai la nomenclature dans une publication ultérieure.

1910. WATERS A. W., Reports on the Marine Biology of the Sudanese Red Sea, from Collections made by Cyril Crossland, M. A., B. Sc., F. Z. S.; together with Collections made in the Red Sea by Dr R. Hartmeyer. — XV. The Bryozoa (*J. Linn. Soc. Zool.*, vol. xxxi, p. 231-256, pl. xxiv, xxv).

---

## VII

NOTE PRÉLIMINAIRE SUR LES ESPÈCES NOUVELLES DE  
*PLUMULARIIDE* DE L'EXPÉDITION DU « SIBOGA »par A. BILLARD<sup>1</sup>.

Dans cette courte note je donnerai les diagnoses de quelques espèces nouvelles d'Hydroïdes provenant de l'expédition hollandaise du « Siboga ». Prochainement je publierai le résultat complet de mes observations sur les espèces de la famille des *Plumulariidae*, récoltées par cette expédition dans la partie orientale de l'Archipel indien.

*Plumularia Sibogae*.

Les colonies sont dressées et réduites aux hydroclades (sous-genre *Antennella* auct.) ; leur taille est de 2 à 3 cm. Les hydroclades sont formés seulement d'articles hydrothécaux séparés par des articulations obliques (fig. 1). Les hydrothèques sont un peu évasées. Il existe deux paires de dactylothèques latérales, dont la première paire est pédonculée ; on trouve en outre une dactylothèque médiane inférieure et deux paires de dactylothèques supérieures ; ces dactylothèques sont mobiles et bithalamiques. Les hydrothèques sont détachées de l'hydroclade au-dessus de l'insertion des dactylothèques latérales, mais leur paroi dorsale en reste très rapprochée.

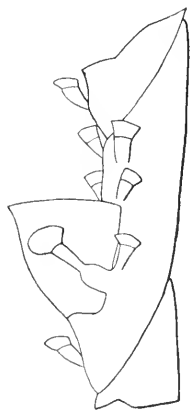


FIG. 1. — Un article hydrothecal du *Plumularia sibogae* - 55.

Les gonothèques sont ovales, allongées et atténuées en un pédoncule renflé ; elles présentent à leur base jusqu'à cinq dactylothèques.

*Plumularia varians*.

Cette espèce ressemble à la précédente, mais les hydroclades, 5 à 8 cm., d'une façon générale, ne sont pas divisés en articles hydrothécaux ; seule la première hydrothèque est comprise entre

<sup>1</sup> Travail du laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Paris (P. C. N.).

deux articulations obliques, mais au-dessus on ne trouve plus de nouvelle articulation qu'après avoir compté 20 à 30 hydrothèques. Dans l'intervalle de deux hydrothèques on compte typiquement deux ou trois paires de dactylothèques (fig. 2); cependant les dactylothèques d'une même paire ne s'insèrent pas toujours au même niveau, et on trouve parfois deux ou trois dactylothèques successives insérées le long de deux génératrices. Exceptionnellement on peut observer 4 à 5 paires de dactylothèques.

Les hydrothèques sont atténuées à leur base et s'élargissent à leur orifice; leur bord est perpendiculaire à l'hydroclade ou oblique d'avant en arrière. La taille de ces hydrothèques varie le long d'un même hydroclade ou dans les différentes colonies; il en est de même de l'obliquité de leur bord.

Il existe deux paires de dactylothèques latérales; celles de la première paire sont pédonculées et atteignent à peine ou dépassent notablement le bord de l'hydrothèque. Les dactylothèques sont mobiles et bithalamiques.

Les gonothèques sont piriformes et offrent un pédoncule renflé; à leur base elles portent deux dactylothèques. A maturité elles s'ouvrent par un orifice oblique.



FIG. 3. — Portion d'hydroclade du *Plumularia Balei*.  
× 67.

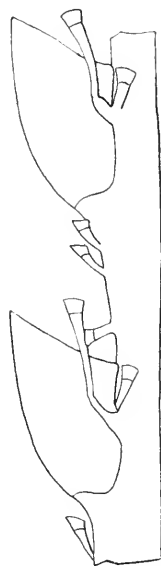


FIG. 2. — Portion d'hydroclade du *Plumularia varians*. × 55.

#### *Plumularia Balei*.

Les colonies sont semblables à celles des espèces précédentes et réduites aussi aux hydroclades (4-6 cm. de hauteur). Les lignes d'articulation n'existent que de place en place, mais elles sont cependant plus nombreuses que chez le *P. varians*.

Cette espèce se distingue des autres par ce que le pédoncule de la première paire des dactylothèques latérales (fig. 3) est très allongé

et s'étend presque jusqu'à la face antérieure de l'hydrothèque. Par contre, cette dactylothèque est très courte et n'atteint pas le bord de l'hydrothèque. Entre les hydrothèques, on compte le plus souvent deux paires de dactylothèques, parfois trois ou même quatre.

*Plumularia Bedoti.*

Les colonies les plus hautes atteignent 7 cm.; elles présentent une ramification bipeunée; les tiges et les branches<sup>1</sup> sont polysiphoniques; les unes et les autres portent des hydroclades. Le tube hydrocladial de la tige et des branches est divisé irrégulièrement en articles; il supporte les hydroclades par l'intermédiaire d'une apophyse qui montre deux dactylothèques axillaires et un mamelon basal percé d'un orifice (fig. 4). Chaque hydroclade débute par un article basal pourvu d'une dactylothèque; il est divisé en articles hydrothécaux et intermédiaires; l'articulation située au-dessous de l'hydrothèque est très oblique et marquée; mais l'articulation située au-dessus, toujours visible du côté ventral, n'est pas toujours complète.



FIG. 4. — Partie proximale d'un hydroclade du *Plumularia Bedoti*.  
× 75.

Les hydrothèques sont cylindriques, détachées en partie de l'hydroclade et à bord plan; il existe sur chaque article hydrothécal deux dactylothèques latérales pédonculées et une médiane inférieure; les articles intermédiaires ne portent qu'une dactylothèque à la base. Toutes ces dactylothèques sont mobiles, bithalamiques et sont largement échancrées.

Les gonothèques sont piriformes légèrement courbées et munies de deux dactylothèques à la base; leur pédoncule est court et renflé en sphère.

*Plumularia Kossowskæ.*

Cette espèce est représentée par une colonie unique de 2 cm., à tige polysiphonique, mais à branches opposées monosiphoniques.

<sup>1</sup> Ces branches sont strictement opposées.



Le tube hydrocladial est divisé en articles irréguliers; l'hydroclade s'insère sur une apophyse avec une dactylothèque axillaire et un mamelon basal percé d'un orifice (fig. 5); il débute par un article basal pourvue d'une dactylothèque et comprend des articles intermédiaires à deux dactylothèques et des articles hydrothécaux avec une médiane inférieure et deux dactylothèques latérales pédunculées flanquant une hydrothèque subcylindrique; ces articles hydrothécaux montrent une ensellure assez forte.

*Plumularia concava.*

Les colonies atteignent 6 cm.; la tige est monosiphonique, sans branches, mais avec des hydroclades de 1 cm. Elle est divisée par des lignes d'articulation peu marquées, sauf au-dessous de l'insertion du premier hydroclade où elle montre une articulation fortement oblique. Il existe des hydrothèques caulinaires flanquées de deux dactylothèques latérales; entre ces hydrothèques se voient plusieurs paires de dactylothèques ou des dactylothèques disposées suivant trois rangées longitudinales.



FIG. 5. — Partie proximale d'un hydroclade du *Plumularia Kossowskii*.  $\times 61$ .

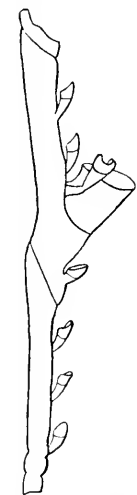


FIG. 6. — Partie proximale d'un hydroclade du *Plumularia concava*.  $\times 63$ .

Les hydroclades sont en général alternes mais naissent souvent par paires dans la région proximale; ils débutent par un article basal allongé portant 2 à 4 dactylothèques (fig. 6); le long d'un même hydroclade on peut voir une succession d'hydrothèques sans lignes d'articulation intercalées (partie proximale, en général); puis des articles hydrothécaux seulement (partie moyenne) et enfin des articles hydrothécaux et intermédiaires (partie distale).

La paroi postérieure de l'hydrothèque est concave; il existe deux dactylothèques latérales pédunculées, une médiane inférieure et deux à quatre médianes supérieures. Toutes ces dactylothèques

sont bithalamiques, échancrées en arrière et mobiles ; la médiane inférieure est plus courte que les autres et peu mobile.

Les gonothèques sont piriformes à pédoncule renflé et à deux dactylothèques inférieures.

*Plumularia campanuloides.*

Colonies de 3 cm. environ à tige monosiphonique, non articulée, sans dactylothèques caulinaires. Les hydroclades sont supportés par une apophyse très courte, pourvue de deux dactylothèques axillaires et sans mamelon basal. Ils débentent par un article basal avec dactylothèque ; ils sont formés d'articles hydrothécaux seulement (fig. 7). Les hydro-

FIG. 7. — Article hydrothécal du *Plumularia campanuloides*.  $\times 57$ .

thèques sont cylindriques et très légèrement évasées ; elles sont flanquées de deux dactylothèques latérales, bithalamiques, courtes, mobiles, échancrées et pédonculées ; au-dessus existe une dactylothèque également mobile et bithalamique ; au-dessous se trouve une médiane inférieure fixe mais bithalamique. Cette espèce ressemble au *P. campanula*, mais en diffère par certains caractères.

*Plumularia Nuttingi.*

Colonies de 2 cm. à 2 cm. 5 à tiges monosiphoniques, non ramifiées. Chaque article de la tige, sauf dans la région inférieure, porte une hydrothèque flanquée de deux dactylothèques latérales, pédonculées, bithalamiques et mobiles ; il existe une dactylothèque inférieure fixe et au-dessus de l'hydrothèque se voient une dactylothèque réduite et une ou deux paires de dactylothèques.

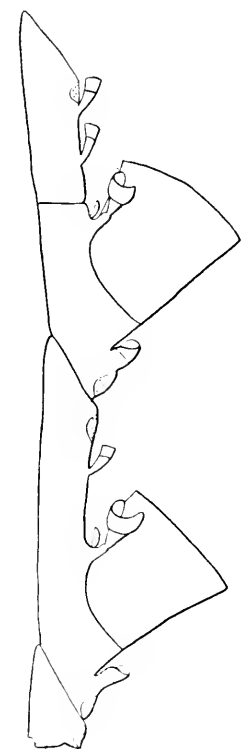


FIG. 8. — Portion d'hydroclade du *Plumularia Nuttingi*.  $\times 74$ .

Les hydroclades sont le plus souvent alternes, ils s'insèrent sur une courte apophyse et débutent par un court article basal suivi d'un plus long avec deux dactylothèques. Ils comprennent des articles hydrothécaux délimités par des articulations obliques (fig. 8); cependant souvent leur partie supérieure s'individualise en un article intermédiaire. Les hydrothèques presque cylindriques sont accompagnées de deux dactylothèques latérales courtement pédonculées, mobiles, bithalamiques et largement échancrées; on remarque une dactylothèque médiane inférieure fixe et une ou deux médianes supérieures du même type que les latérales, mais en outre, il existe une dactylothèque rudimentaire en arrière de l'hydrothèque.

*Plumularia crassa.*

Colonies de 4 cm. de hauteur, à tiges monosiphoniques non ramifiées. Sauf dans la région inférieure, chaque article de la tige, plus ou moins marqué, porte une hydrothèque avec deux dactylothèques latérales, pédonculées, mobiles, bithalamiques et échancrées; comme dans l'espèce précédente, il existe une dactylothèque médiane inférieure fixe, une dactylothèque réduite, en arrière de l'hydrothèque, et au-dessus une ou deux paires de dactylothèques mobiles et bithalamiques.

Les hydroclades diffèrent de ceux de l'espèce précédente par la présence d'articles hydrothécaux seulement et il n'existe au-dessus de l'hydrothèque que la dactylothèque réduite (fig. 9). Les articles sont plus courts, plus épais; les hydrothèques cylindriques sont plus grandes.



FIG. 9. — Article hydrothéal du *Plumularia crassa*.  $\times 74$ .

Les gonothèques, en forme de poire allongée, s'insèrent par un pédoncule renflé et portent 2 à 4 dactylothèques.

*Plumularia diaphragmata.*

Colonies de 5 cm. 5, à tige monosiphonique, non ramifiée. La tige plus ou moins nettement divisée en articles porte des hydrothèques avec deux dactylothèques latérales pédonculées, une dactylothèque au-dessous et deux ou trois paires de dactylothèques au-dessus.

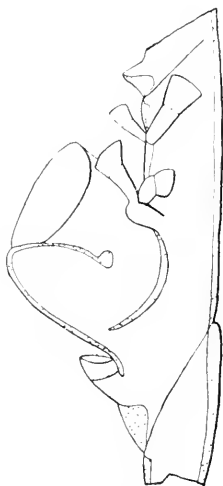


FIG. 10. — Article hydrothéal du *Plumularia diaphragmata*.  $\times 87$ .

Les hydroclades, supportés par une très courte apophyse, débutent par un très court article basal suivi d'un plus long, muni de deux à trois dactylothèques. Ensuite viennent presque uniquement des articles hydrothécaux limités par des lignes obliques (fig. 10); ces articles portent une dactylothèque inférieure, deux latérales pédonculées, puis, en arrière de l'hydrothèque, une paire de petites dactylothèques difficilement observables, puis au-dessus une autre paire de dactylothèques ou une seule médiane; parfois la partie supérieure de l'article hydrothéal s'individualise en un article intermédiaire. Toutes les dactylothèques sont mobiles et bithalamiques.

Les hydrothèques de la tige ou des hydroclades présentent un septum qui les divise en deux.

Les gonothèques piriformes ont un pédoncule renflé et deux dactylothèques à leur base.

*Plumularia ventruosa.*

Une colonie unique de 4 cm. La tige montre de faibles articulations. Les hydroclades sont supportés par une apophyse munie d'une dactylothèque et d'un mamelon basal percé d'un orifice; ils comprennent un article basal sans dactylothèque et de longs articles hydrothécaux (fig. 11);

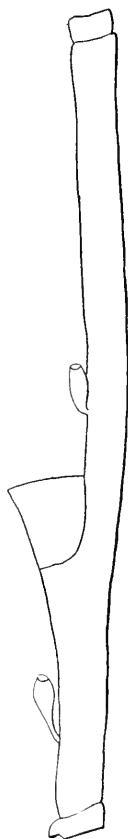


FIG. 11. — Article hydrothéal du *Plumularia ventruosa*.  $\times 54$ .

l'hydrothèque est tronc-conique. Il n'y a qu'une dactylothèque médiane inférieure et une médiane supérieure par article ; ces dactylothèques sont monothalamiques et renflées au milieu.

*Plumularia spiralis.*

La tige monosiphonique et flexible atteint 10 cm. ; elle est en zig-zag et les insertions des branches décrivent une spirale. La tige et les branches sont divisées en articles irréguliers et portent des hydroclades qui s'insèrent sur une apophyse (fig. 12) ; il existe deux dactylothèques axillaires et une médiane, ainsi qu'un mamelon basal ouvert.

L'hydroclade débute par un ou deux articles basaux avec une dactylothèque ou encore directement par un article hydrothécéal ; il n'y a pas d'articles intermédiaires. Les articles hydrothécaux outre les hydrothèques portent deux dactylothèques latérales non pédonculées, puis une médiane supérieure et une inférieure insérées sur des bourrelets saillants. Ces dactylothèques sont mobiles et bithalamiques. Il existe 5 épaisissements périsarcaux internes : deux proximaux, deux distaux et un médian à la base de l'hydrothèque.

*Plumularia spiralis* variété *longithecæ*.\*

Cette variété diffère du type, seulement par les hydrothèques plus profondes (95 à 110  $\mu$ , au lieu de 70 à 80  $\mu$ ) et moins larges (70 à 80, au lieu de 80 à 95  $\mu$ ). La plupart des colonies sont petites (2 cm.) et non ramifiées, mais une colonie atteint 5 cm. 5, et offre le même genre de ramification que le type.

Les gonothèques (non connus dans le type) sont coniques et insérées par leur sommet à l'aisselle des hydroclades.

*Plumularia crater.*

Les colonies de 2 cm. environ sont monosiphoniques ; les tiges ne portent que des hydroclades supportés par une apophyse avec

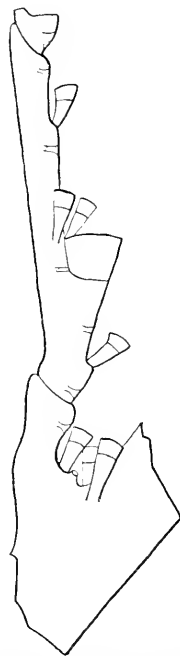


FIG. 12. — Partie proximale d'un hydroclade du *Plumularia spiralis*.  $\times 97$ .

une seule dactylothèque axillaire ventrale et un mamelon basal. Les hydroclades débutent par un article basal sans dactylothèque (fig. 13), et montrent une succession d'articles hydrothécaux et

intermédiaires. Les premiers ont en leur milieu une hydrothèque flanquée de deux dactylothèques latérales, non pédunculées : il existe en outre une dactylothèque médiane inférieure.

Les articles intermédiaires portent une seule dactylothèque. Ces dactylothèques sont mobiles et bithalamiques.

A maturité les gonothèques ont la forme de coupes évasées largement ouvertes à leur partie distale.

*Plumularia orientalis.*

Une seule colonie de 8 mm. de hauteur, à tige monosiphonique. Les hydroclades se détachent de la partie supérieure de longs articles pourvus d'une dactylothèque. L'apophyse présente deux dactylothèques axillaires et un mamelon basal rudimentaire



FIG. 13. — Partie proximale d'un hydroclade du *Plumularia orientalis*.  $\times 77$ .

et fermé (fig. 14). L'hydroclade débute par un court article basal et comprend des articles hydrothécaux et intermédiaires. L'hydrothèque située au  $\frac{1}{3}$  supérieur de l'article est flanquée de deux dactylothèques latérales non pédunculées ; au-dessous existent deux dactylothèques médianes : chaque article intermédiaire porte une dactylothèque. Ces dactylothèques sont bithalamiques et mobiles.



FIG. 14. — Partie proximale d'un hydroclade du *Plumularia orientalis*.  $\times 67$ .

*Gladocarpus Sibogae.*

Colonies de 4 cm. 5, mais incomplètes, à tige monosiphonique avec quelques tubes secondaires à la base. Les articles hydrocladiaux sont irréguliers ; il existe des dactylothèques caulinaires élargies à leur partie distale. Les hydrothèques sont subcylin-

driques un peu rétrécies vers le bas (fig. 15), leur bord montre une dent médiane; la dactylothèque médiane détachée de l'hydrothèque a la forme d'une gouttière; les dactylothèques latérales dépassent le bord de l'hydrothèque et sont largement ouvertes au sommet. Certains articles montrent des épaississements périsarcaux: au plus, deux au dessous de l'hydrothèque et cinq en arrière.

Les phylactogonies sont articulées et chaque article porte deux

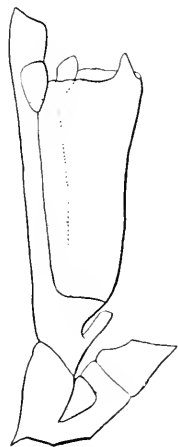


FIG. 15. — Partie proximale d'un hydroclade du *Cladocarpus sibogae*.  $\times 51$ .

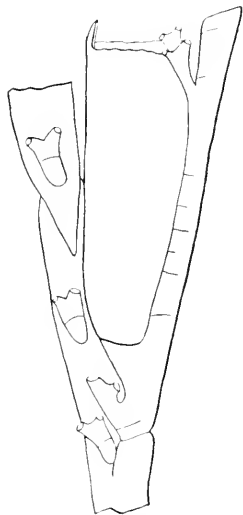


FIG. 16. — Partie proximale d'un hydroclade du *Cladocarpus multiapertus*.  $\times 58$ .

dactylothèques; les deux ou trois premiers donnent naissance à des gonothèques allongées subcylindriques et atténuées à leur base.

#### *Cladocarpus multiapertus*.

La colonie unique n'a que 2 cm. et provient de régénération; la tige présente des articles portant chacun un hydroclade; il existe des dactylothèques caulinaires à un, deux ou trois orifices (fig. 16).

Les hydrothèques sont allongées et cylindriques avec une forte dent médiane excavée ventralement; la dactylothèque médiane, non conrescente avec l'hydrothèque, montre deux orifices externes et les dactylothèques latérales en ont trois. Les articles hydrothécaux ont des épaississements peu marqués. Le gonosome est absent.

Paris, le 7 Juillet 1911.

## VIII

SUR LES RACES LOCALES DE L'ANCHOIS  
(*ENGRAULIS ENCRASSICHOLOS* LINNÉ).

Réponse à M. Pietro Lo Giudice

par LOUIS FAGE

Docteur ès sciences, Naturaliste du Service Scientifique des Pêches.

Tout récemment, au mois d'Avril dernier, j'ai publié<sup>1</sup> dans les Annales de l'Institut Océanographique, un travail intitulé : *Recherches sur la biologie de l'Anchois, Races — Age — Migrations*. Je me suis efforcé dans ce mémoire d'étudier, avec toute la précision possible, les mouvements de l'Anchois en Méditerranée et d'en déterminer les facteurs les plus importants.

Il me parut indispensable pour cela de savoir ce qu'était, au point de vue morphologique, cet Anchois, et s'il différait de celui de l'Océan, de la Mer du Nord et du Zuyderzée. Ayant reconnu l'existence de différences morphologiques certaines qui justifiaient la création d'une race Méditerranéenne, il me restait à chercher le moyen de déterminer avec précision l'âge de l'Anchois, afin de pouvoir suivre la croissance des individus et leurs déplacements au cours de leur existence dont la durée devait aussi être déterminée. J'ai pu atteindre ce résultat par l'examen des écailles, qui, dans l'espèce, fournit un critérium très sûr, et dont l'emploi m'a paru plus pratique et plus précis que celui des otolithes, suggéré par Redeke pour les Anchois du Zuyderzée.

Connaissant ainsi d'une part l'autonomie de la race Méditerranéenne, et d'autre part le mode de croissance de l'Anchois, ses limites et sa durée, j'ai pu aborder — utilement, je crois — la question si obscure des migrations qu'accomplirait régulièrement cette espèce.

Enfin, dans un dernier chapitre j'ai cru bon de résumer les connaissances que nous possédons actuellement sur l'Anchois de la Mer du Nord d'après les travaux de Cunningham, Ebrebann, Redeke et leurs prédécesseurs.

<sup>1</sup> L. FAGE : Recherches sur la biologie de l'Anchois. Race, âge, migrations (*Ann. Inst. Océanogr.*, T. II, fasc. IV, p. 1-58, fig. 1-16).



Ce mémoire était à peine paru que le docteur Pietro Lo Giudice, de l'Institut Zoologique de l'Université de Pavie, publiait dans la « *Rivista mensile di Pesca e Idrobiologia* » (1 Mai 1911) un article intitulé : *Sulle diverse Razze locali o Famiglie di Acciughe*<sup>1</sup>, où une partie des conclusions auxquelles je suis arrivé sont jugées avec . . . sévérité.

Dans cette note il est uniquement question de la première partie de mon travail, dans laquelle se trouvent discutés les caractères distinctifs des différentes races, au point que le lecteur pourrait croire que mes *Recherches sur la biologie de l'Anchois* n'avaient pas d'autre but.

Quoiqu'il en soit, on comprendra la hâte avec laquelle l'auteur précité a cru devoir intervenir dans le débat, sans attendre d'avoir achevé le travail qu'il prépare sur la question, lorsqu'on saura la gravité des reproches qu'il m'adresse et qu'il énumère en forme de conclusion : « Non avrei certamente nulla detto in proposito tanto più che si tratta di un lavoro in corso e che richiede ancora lungo e diligente studio, se il lavoro del Fage non mi avesse indotto a denunciare in quali errori egli è caduto, nella determinazione delle razze, errori soprattutto di principi, di metodi e di tecnica, che facilmente lasciano impugnare le sue conclusioni ».

Parmi toutes ces erreurs, il en est deux « fondamentales » et d'autres, qui, pour n'être pas qualifiées de la sorte, ne semblent point légères à M. Pietro Lo Giudice. J'essaierai, sans en omettre aucune de m'expliquer brièvement sur les unes et les autres.

1° — On lit à la première page de l'article en question : « Debbo anzitutto osservare che il Fage nel comparare le possibili variazioni dei caratteri, si limita a trovare le sole *medie* dei valori » et plus loin : « il valore della media da per se solo non ci rappresenta nulla se non è corroborato da altri dati, quali gl'indici di maggior frequenza, quelli di deviazione delle classi dalla media, di variabilità, di variazione, ecc. ecc. In altri termini per determinare i limiti di una forma locale non basta calcolare la media da un certo numero di individui, ma è necessario si sappia il come questi individui sono aggruppati intorno ai vari valori ».

<sup>1</sup> PIETRO LO GIUDICE : Sulle diverse razze locali o « Famiglie » (Heincke) di Acciughe. (*Rivista mensile di Pesca e Idrobiologia*. Ann. VI (MID), 1911, N. 4-6, p. 83-87).

Ainsi, M. Lo Giudice me rapproche de mètre borné, en comparant les variations possibles des caractères des individus, à donner uniquement des moyennes. Et il ajoute, avec juste raison que de telles moyennes sont peu instructives si elles se présentent isolément sans que soient indiqués pour chaque caractère l'étendue de la variation, le maximum de fréquence, etc., etc.

Ce reproche prouve jusqu'à l'évidence que M. Lo Giudice n'a pas lu mon travail, on l'a parcouru à une telle allure qu'il a dû tourner les pages quatre à quatre. Cette simple constatation m'aurait autorisé à ne point lui répondre : j'ai cependant tenu à le faire dans l'espoir qu'il en tirerait peut-être pour l'avenir quelque profit.

Voici en effet la façon dont sont donnés mes trois caractères de race :

*a)* Pour la position de la nageoire dorsale j'écris p. 6. « On constate que, sur 25 Anchois du Zuyderzée, la distance qui sépare le premier rayon de la dorsale du bout du museau, exprimée en pour cent de la longueur totale, caudale non comprise, donne les chiffres suivants :

pour	7 individus	48
—	13	— 47
—	5	— 46

soit une moyenne de 47 millimètres pour 100 millimètres de longueur totale ».

Les chiffres sont disposés de même pour les Anchois de Saint-Jean-de-Luz, des îles Baléares, de Banyuls-sur-Mer, de Sicile et de la Mer Noire.

*b)* Pour le nombre des rayons de la Nageoire dorsale, j'écris page 7 : « Dans le Zuyderzée, sur 86 individus :

17 ont	15 rayons
59 —	14 —
10 —	13 —

soit une moyenne de 14 rayons à la dorsale ».

Les chiffres sont disposés de même pour les Anchois des autres provenances.

c) Pour le nombre des vertèbres, j'écris page 8 : « Dans le Zuyderzée sur 92 individus :

8 ont 48 vertèbres		
34 — 47	—	
46 — 46	—	
4 — 45	—	

soit une moyenne de 46,5 vertèbres ».

Les chiffres sont disposés dans le même ordre pour les individus des autres provenances.

Il me semble qu'il y a dans ces chiffres de quoi satisfaire M. Lo Giudice, il y trouvera — en seconde lecture — pour chaque caractère et pour chaque provenance, non seulement l'expression des moyennes — pour lesquelles j'ai fait le calcul nécessaire — mais aussi l'étendue de la variation, le maximum de fréquence, le groupement des individus par rapport à la moyenne, enfin tout ce qu'il me reproche d'avoir omis. Fallait-il donc que je fasse suivre chaque énumération du commentaire suivant, en écrivant, au dessous des derniers chiffres cités plus haut par exemple : « après moyenne 46,5 vertèbres », étendue de la variation 48-45, maximum de fréquence 46 ? Je n'ai pas cru le lecteur incapable de faire ce petit calcul !

D'ailleurs, aux pages 9 et 10, là où les caractères envisagés s'adressent à des individus de plusieurs provenances et nécessiteraient un calcul plus long, j'ai écrit :

« *Race Méditerranéenne* : Nageoire dorsale commençant sur la partie postérieure du corps, ou tout au moins à égale distance du bout du museau et de la naissance de la caudale ; nombre de rayons apparents de la nageoire dorsale **variant de 12 à 14, le maximum de fréquence** étant 13 rayons ; nombre de vertèbres **variant de 44 à 48, le maximum de fréquence** étant 45 vertèbres.

« *Race Atlantique* : Nageoire dorsale commençant toujours sur la partie antérieure du corps, plus près du bout du museau que de la naissance de la caudale ; nombre de rayons apparents de la nageoire dorsale **variant de 13 à 15, le maximum de fréquence** étant 14 rayons, nombre de vertèbres **variant de 45 à 49, le maximum de fréquence** étant 47 vertèbres ».

Il faut vraiment que M. Pietro Lo Giudice soit allé bien vite pour n'avoir rien vu de tout cela, et pour me reprocher de n'avoir donné

ni le maximum de fréquence, ni l'étendue de la variations des caractères !

2° — Au sujet de la seconde « erreur fondamentale » le même auteur s'exprime ainsi : « Per poter con sicurezza stabilire se dati individui formano una speciale razza è necessario estendere la comparazione a caratteri diversi. . . . Se si pensi che l'impressione che riceviamo di un individuo è il risultato di un complesso di caratteri distintivi, a me pare che dalla considerazione di *due soli* caratteri, fatta in un modo abbastanza erroneo, è troppo ardito poter ammettere la distinzione di due razze di acciughe, la mediterranea e l'atlantica, per quanto io creda fermamente che tale distinzione è probabile ».

M. Lo Giudice me fait donc un grief d'avoir étudié seulement la variation de deux caractères et trouve là un critérium insuffisant pour séparer deux races.

Tout d'abord, je me vois obligé de constater pour la seconde fois que l'auteur n'a pas lu mon travail. Il aurait vu, sans cela, que mes races se distinguent non par deux, mais par trois caractères : 1° position de la dorsale ; 2° nombre des rayons de la dorsale ; 3° nombre des vertèbres) qui sont étudiés séparément et pour chacun desquels j'ai cru bon de faire un alinéa spécial aux pages 9 et 10 de mon mémoire !

Je rappellerai ensuite que la manière « abbastanza erroneo » dont ces caractères ont été obtenus a fait l'objet de la première critique de l'auteur à laquelle je crois avoir suffisamment répondu.

Je dirai enfin à M. Lo Giudice que je ne me sens nullement le don de divination, qu'il semble me prêter, et qui m'aurait permis de choisir d'emblée, à l'exclusion de tous autres, les trois caractères qui précisément devaient être les bons. Tous ceux qui ont abordé de semblables questions savent de quels tâtonnement nombreux sont marqués les débuts de ces recherches, et combien il faut de patience et de persévérance pour arriver au milieu des mensurations et des dénombrements les plus divers, à déterminer, parmi les variations observées, celles qui sont purement individuelles et désordonnées, et celles, qui, s'appliquant à toute une série d'individus, constituent des caractères de race. Et quand M. Lo Giudice annonce que pour son étude à venir sur l'Ancinois d'Italie il a étudié la variation de 23 caractères différents, il ne surprend personne ;

l'étonnement commencerait seulement si le même auteur trouvait que les Anchois de Gênes différeraient de ceux de Naples par 23 caractères de race.

Ce n'est donc pas hélas ! par une intuition toute particulière, mais en procédant suivant la méthode ordinaire et après de multiples tâtonnements que je suis arrivé à dégager, par élimination, les trois caractères qui m'ont paru suffisamment précis et constants pour permettre de distinguer les deux races dont il est parlé. Devais-je alors, dans un travail auquel la question des races n'est qu'une sorte d'introduction, multiplier les tableaux et les colonnes de chiffres, dans le seul but de prouver l'évidence de mes premières hésitations !

Et c'est pourtant ce que M. Lo Giudice aurait voulu me voir faire puisqu'il cite, pour s'en étonner, la phrase où je fais simplement allusion aux inutiles et « nombreuses mensurations opérés sur plusieurs centaines d'individus provenant des stations les plus diverses de la Méditerranée Occidentale et de la Mer Noire ».

Quant à la question de savoir si trois, ou même deux caractères sont suffisant pour déterminer une race, le lecteur me saura gré de ne pas insister. On se demande en quoi la quantité peut intervenir en pareille matière.

Telles sont les « due errori fondamentali » que j'ai commises, qui entachent de suspicion mes conclusions, et qui, sans délai, comme pour relever un outrage à la Science, ont nécessité l'intervention de M. Pietro Lo Giudice !

Il reste maintenant à m'expliquer sur les autres « erreurs » dont je me suis également rendu coupable.

On lit page 84 : « Il nostro Autore inoltra nessun conto tiene delle differenze apportate dal sesso e dall' due importanti fattori biologici ».

Quoiqu'en puisse croire M. Lo Giudice, je n'ignore pas l'influence que peuvent avoir, sur la variation de certains caractères, le sexe et l'âge des individus considérés. Je crois avoir montré ailleurs<sup>1</sup> que ces importants facteurs valaient, à ce point de vue, d'être discutés. Aussi ai-je commencé par noter avec soin le sexe de chaque Anchois examiné en regard des autres caractéristiques de l'indi-

<sup>1</sup> L. FAGE — Etude de la variation chez le Rouget (*Mullus barbatus* L. *M. surmuletus* L.) (*Arch. Zool. Exper.* 5<sup>e</sup> S<sup>e</sup>, t. I, n<sup>o</sup> 5, p. 390-442, 1909).

vidu. Je n'ai pas cru devoir publier le résultat de cette enquête puisqu'il fût négatif, ou ne me montrât que la taille généralement plus grande des femelles. Or, ce caractère, non constant d'ailleurs et très fréquent chez beaucoup de Poissons, avait été indiqué, 25 ans avant que le lit M. Lo Giudice, par HOFFMANN<sup>1</sup> pour les Anchois du Zuyderzée. Je me hâte d'ajouter que je puis avoir mal vu, et je suis prêt à applaudir à la découverte du dimorphisme sexuel de l'Anchois ; ce serait même, à l'actif de M. Lo Giudice, la solution d'un point important de la biologie de cette Clupe.

D'autre part, M. Lo Giudice a mauvaise grâce de me reprocher de ne tenir « aucun compte » de l'âge des individus, puisque, dans ce but, j'ai donné la longueur totale de chacun des 388 individus dont les caractéristiques sont énumérées dans l'appendice qui termine mon travail. Cela permet, je crois, en se reportant aux indications contenues dans la seconde partie du mémoire, de se faire une idée approximative de l'âge des individus étudiés.

Je reconnais d'ailleurs qu'il aurait été préférable de ranger les individus par séries : série des jeunes, série des individus âgés d'un an, série des individus âgés de deux ans, et de ne comparer entre eux que les individus d'une même série. Je n'ai malheureusement pas pu employer cette méthode tout simplement parce que malgré la bonne volonté que mes collègues étrangers m'ont toujours témoignée, j'ai hésité à leur demander de me faire récolter un nombre suffisant d'individus appartenant à ces trois séries. Il sera désormais facile à M. Lo Giudice d'agir ainsi, et il trouvera dans la seconde partie de ce travail si critiqué le moyen d'établir des séries rigoureusement de même âge. Car en effet, M. Lo Giudice, si sévère à mon endroit, et qui s'occupe uniquement de l'Anchois qu'on trouve de Gènes à Messine, avoue que ses mensurations sur les jeunes individus ont été faites « su un numero molto esiguo di esemplari ». Au surplus, elles ne lui ont permis de reconnaître, à ce qu'il semble, que l'existence de caractères communs aux jeunes individus de tous les Téléostéens : dimensions plus considérable de la tête en général, et de l'œil en particulier.

Cependant, M. Lo Giudice prétend avoir trouvé également que chez des individus longs de 67 et 82 mm. les nageoires n'auraient

<sup>1</sup> C. K. HOFFMANN. — Bijdrage tot de Kennis der levenswijze en der voortplanting van de Ansjovis. (*Verlag. d. Staatd. Nederl. Zeevisscherij* over 1885. p. 161. 1886).

pas acquis encore leur situation définitive, et il cite à ce propos la phrase où je dis avoir trouvé des jeunes de 35-40 mm. ayant leur dorsale en place.

Il est très possible que quelques variations existent à cet égard et je m'étonne que M. Lo Giudice n'ait pas songé qu'il puisse se trouver, même chez les Poissons, des individus précoces et d'autres retardataires. Les différences devant en résulter étant surtout perceptibles dans les stades jeunes. Toutefois, je me permettrai de lui faire remarquer que je ne me suis jamais servi, dans l'étude du caractère de race tiré de la situation de la dorsale d'individus de taille inférieure à 8 centimètres, et que dans les deux cas (Palerme et Mer Noire) où j'ai dû faire état de 9 individus ne mesurant pas 10 centimètres, ces individus m'ont donné pour ce caractère, « des rapports identiques à ceux d'individus adultes de même provenance » ainsi qu'il peut s'en assurer par l'examen des tableaux qui terminent mon travail.

Enfin ! — et après cela le lecteur aura pu apprécier la portée de toutes les critiques que m'adresse M. Pietro Lo Giudice — l'auteur dit : « Non posso poi essere del medesimo avviso su quanto egli riferisce nel mo periodo, cioè che nessuna differenza vi sia fra le le acciughe provenienti dei vari bacini del Mediterraneo ».

J'écris en effet dans mon mémoire, après avoir signalé la dispersion de l'Anchois dans toute la Méditerranée : « Le résultat le moins inattendu d'une répartition aussi vaste était assurément la présence de caractères appartenant en propre aux Anchois d'une région déterminée, permettant de distinguer ceux-ci de ceux fréquentant les régions plus ou moins éloignées ». Et j'ajoute — phrase à laquelle il a été fait allusion plus haut : « de nombreuses mensurations opérées sur plusieurs centaines d'individus, provenant des stations les plus diverses de la Méditerranée Occidentale et de la Mer Noire, ne m'ont révélé cependant aucune différence précise et constante qui aurait pu justifier la création de races locales ». Je dis aussi page 10 en opposant ce que j'ai appelé la *race Atlantique* à la *race Méditerranéenne*, à propos de cette dernière : « aire de dispersion : îles Baléares, Golfe du Lion, Sicile, mer Noire et *probablement* toute la Méditerranée ».

Tout ceci ne veut-il pas dire clairement, qu'avec le matériel que j'ai eu entre les mains, j'ai été surpris de ne relever aucune différence

qui aurait pu justifier la création de races particulières aux îles Baléares, au Golfe du Lion, à la Sicile (Palerme) et à la mer Noire; tandis que les individus de toutes ces localités différeraient tous par les mêmes caractères des Anchois de la Mer du Nord et du Golfe de Gascogne ? Je ne prétends pas ainsi avoir épuisé la question et peut-être le « Somatomètre à translation <sup>1</sup> » (!) entre les mains de son inventeur révélera-t-il un jour la multiplicité des races d'Anchois en Méditerranée. Mais il me sera permis de trouver que M. Lo Giudice manque au moins de . . . prudence — c'est le moins qu'on puisse dire — en niant mes résultats sans s'être occupé ni de l'Anchois des îles Baléares, ni de celui du Golfe du Lion, ni de celui de Palerme, ni de celui de la mer Noire, mais seulement de celui qu'on trouve de Gênes à Messine en passant par Naples, et ne pouvant offrir, pour le moment, comme conclusions de ses recherches que la phrase suivante qui impose un point final : « Senza contare altri caratteri<sup>2</sup>, le cui differenze io ancora non posso stabilire perchè sono in corso di studio, si vede a prima vista che già abbiamo degli elementi per poter **a priori** credere che è molto probabile che esistano razze locali » !!!

Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer, 15 Juin 1911.

<sup>1</sup> P. LO GIUDICE. — Di un nuovo somatometro (Somatometro a traslazione). (*Rivista mens. di Pesca*, Ann. X, 1908, n° 7).

<sup>2</sup> Les caractères auxquels il est ici fait allusion étant simplement énumérés et non discutés, il est pour le moment impossible de se faire une idée sur leur valeur; et les termes mêmes de la phrase citée semblent prouver que l'auteur n'est pas mieux fixé à ce point de vue.

Paru le 5 Septembre 1911.

Les directeurs :

G. PRUVOT et E.-G. RAGOVITZA.



# ARCHIVES

DE

## ZOOLOGIE EXPERIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR  
H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE  
G. PRUVOT ET E. G. RACOVITZA  
Professeur à la Sorbonne Docteur es sciences  
Directeur du Laboratoire Arago Sous-Directeur du Laboratoire Arago

---

5<sup>e</sup> Série T. VIII. NOTES ET REVUE 1911. N° 4.

---

### IX

#### NOUVELLES ESPÈCES DE BATHYSCHINE CAVERNICOLES (COLÉOPTÈRES) DES PYRÉNÉES ESPAGNOLES

par le Dr R. JEANNEL

Des espèces nouvelles dont la description va suivre deux proviennent des chasses faites par M. A. Hustache, de Dôle, dans les Pyrénées catalanes en août 1910, les autres ont été recueillies par E.-G. Racovitza et moi-même au cours de notre dernière campagne spéologique (juin-juillet 1911) dans les Pyrénées catalanes et aragonaises ; les résultats de cette campagne seront publiés avec plus de détails dans la 4<sup>e</sup> série des BIOSPEOLOGICA.

En 1910 dans les Pyrénées espagnoles 16 grottes des bassins du rio Fluvia et rio Segre, Noguera Pallaresa et N. Ribagorzana nous avaient fourni 12 formes nouvelles de *Bathyscinus* (JEANNEL,

1910, p. cxlix et seq.; cette année nos recherches dans 19 autres grottes des vallées de la Noguera Ribagorzana et des rios Èsera et rio Cinca me permettent de faire connaître encore une douzaine de formes nouvelles.

La connaissance de ces nouveaux jalons dans la distribution des *Bathysciine* sur le versant espagnol des Pyrénées permet de présenter les observations complémentaires suivantes (voir Revision des *Bathysciine*, JEANNEL, 1911, p. 172):

Les nouveaux *Speonomus* continuent la série des espèces déjà connues du groupe IV (espèces à antennes longues et grêles dans les deux sexes et à élytres pourvus d'une strie suturale). Les *Speonomus* catalans (*S. Mengeli* Jeann., *S. puncticollis* Jeann., *S. troglodytes* Jeann., *S. crypticola* Jeann.) étaient remarquables par l'existence de deux soies seulement au sommet des styles latéraux du pénis et aussi par leur forme courte, convexe et ovoïde; à côté d'eux se placent les nouveaux *S. pallaresanus*, *S. Sancti-Gerrasi* et *S. ribagorzanus*, qui présentent la même structure du pénis, mais qui diffèrent par leur forme générale. Quant aux autres espèces, *S. latebricola*, *S. Cerberus* et *S. Brieti*, elles ont 3 soies au sommet des styles latéraux du pénis et elles viennent établir la jonction entre les *Speonomus* catalans et le *S. Bolivari* Escal. connu depuis longtemps et qui semblait isolé.

Le genre *Speonomites* (*S. nitens* Jeann. et *S. velox* Jeann.) ne semble pas avoir d'autres représentants en dehors de la vallée du Segre au niveau des sierras.

Le genre *Speophilus* (ancien genre *Perrinia*) dont deux espèces nouvelles sont décrites dans ce travail, montre de plus en plus une répartition discontinue, sporadique, de ses espèces. Telle grotte abrite une espèce du genre *Speophilus*, lorsque les grottes voisines sont peuplées de *Speonomus*. On pourrait en déduire que *Speophilus* soit un groupe de convergence, réunissant un certain nombre de formes produites par une évolution spéciale des *Speonomus*. En réalité il n'en est rien; les *Speophilus* dérivent d'une souche différente de celle des *Speonomus* espagnols et leur répartition actuelle est comparable à celle des *Troglocharinus* dont l'un, *T. Ferreri* Reitt., occupe le massif du Panadès au sud de Barcelone et l'autre, *T. Hustachei*, décrit ci-dessous, se trouve isolé dans une grotte de la sierra de Montsech, au centre des Pyrénées catalanes.

Tribu **Euryscapiti**Série phylétique de **Speonomus**Genre **SPEONOMUS** Jeannel

Toutes les espèces du genre *Speonomus* décrites ci-dessous, appartiennent au groupe IV des espèces à antennes grêles dans les deux sexes (voir Revision des *Bathyscinini*, JEANNEL, 1911, p. 341).

1. *Speonomus pallaresanus*, n. sp.

TYPES : 2 exemplaires recueillis par A. Ilustache dans la Goya Savarnède (in coll. Biospeologica).

Long. : 2,5 mm. Forme allongée, elliptique, convexe (fig. 1). Coloration brun rougeâtre assez foncé. Sculpture formée de points très fins, irréguliers sur la tête et le pro-

thorax, de stries fines et serrées sur les élytres.

Pubescence dorée, courte et rare. Antennes atteignant à peu près les deux tiers de la longueur du corps, à article viii plus court que le ix (fig. 2) ;

les longueurs relatives des articles sont :  $1\frac{1}{3}$ ,  $1\frac{1}{3}$ ,  $1\frac{1}{3}$ ,  $1\frac{1}{3}$ ,  $1\frac{1}{2}$ ,  $1\frac{1}{2}$ ,  $1\frac{2}{3}$ , 1,  $1\frac{1}{3}$ ,  $1\frac{1}{4}$ ,  $1\frac{1}{2}$ .

Le funicule des antennes

est grêle et la massue dans les deux sexes n'est pas aplatie. Prothorax régulièrement convexe, présentant sa plus grande largeur à la base ; ses côtés sont peu arqués et sa base est presque rectiligne. Élytres à peu près trois fois aussi longs que le prothorax, non renflés, mais atténués depuis la base ; la suture est légèrement déprimée et la strie suturale à peine visible. Carène mésosternale lamelleuse, élevée, formant un angle obtus à sommet faiblement

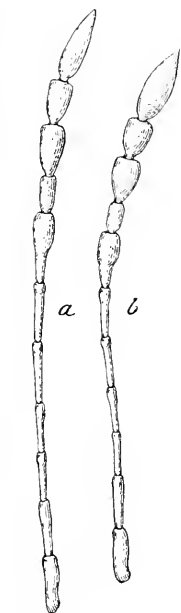


FIG. 2. — Antenne droite du *Speonomus pallaresanus* Jeann.,  $\times 45$ .

a : mâle ; b : femelle.

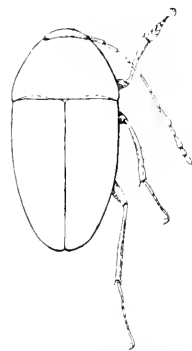


FIG. 1. — Silhouette du *Speonomus pallaresanus* Jeann., mâle,  $\times 11$ .

denté. Pattes grêles, sans caractères spéciaux ; les tarses antérieurs des mâles sont aussi larges que le sommet du tibia.

*Différences sexuelles* peu importantes ; les antennes des femelles sont seulement un peu plus courtes et plus épaisses.

Cette espèce appartient au groupe des petites espèces catalanes de forme convexe, comme *S. puncticollis* Jeann., *S. crypticola* Jeann., *S. troglodytes* Jeann., etc., mais elle ne peut être confondue avec aucune à cause de sa forme très allongée et elliptique.

**HABITAT.** — M. A. Ilustache, de Dôle, a découvert un certain nombre d'exemplaires de cette espèce, en août 1910, dans la « Cova Savarnède », située près de Sort, provincia de Lérida (Catalogne). Cette grotte se trouve dans le bassin de la Noguera Pallaresa.

*2. Speonomus Sancti-Gervasi, n. sp.*

**TYPES :** 3 exemplaires, recueillis dans les Minas de Canal le 18 juin 1911 (in coll. Biospeologica).

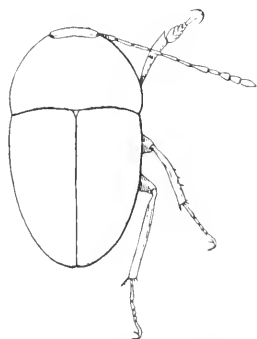


FIG. 3. — Silhouette du *Speonomus Sancti-Gervasi* Jeann., mâle,  $\times 11$ .

Long. : 2,6 à 2,8 mm. — Forme ovoïde, déprimée, très large en avant, atténuée en arrière chez les mâles (fig. 3), plus convexe et moins élargie en avant chez les femelles.

Coloration brun rougeâtre brillant. Sculpture imperceptible sur le prothorax, mais formée sur les élytres de stries transversales fines et régulières. Pubescence dorée, courte et peu dense.

*Antennes* (fig. 4) atteignant les deux tiers de la longueur du corps chez les mâles, dépassant à peine la moitié chez les femelles ; les longueurs relatives des articles sont chez les mâles :  $1\frac{2}{3}$ ,  $1\frac{2}{3}$ ,  $1\frac{1}{2}$ ,  $1\frac{1}{2}$ ,  $1\frac{2}{3}$ ,  $1\frac{1}{2}$ ,  $1\frac{2}{3}$ , 1, 1, 1,  $1\frac{2}{3}$  ; les articles terminaux ne sont pas aplatis. *Prothorax* régulièrement convexe, à côtés régulièrement arqués, très légèrement rétrécis aux angles postérieurs ;

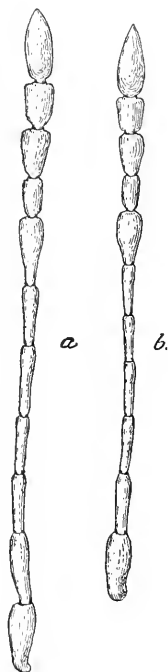


FIG. 4. — Antenne droite du *Speonomus Sancti-Gervasi* Jeann.,  $\times 45$ . a : mâle ; b : femelle.

la base est faiblement bisinuée. *Elytres* deux fois aussi longs que le prothorax, peu rentlés ; la suture n'est pas déprimée et la strie suturale est à peine visible sur le disque. Carène mésosternale élevée, formant un angle obtus, à bord antérieur busqué, à sommet crochu. *Pattes* robustes, sans caractères spéciaux : les tarses antérieurs des mâles sont un peu plus larges que le sommet du tibia. *Organe copulateur* mâle très arqué ; les styles latéraux sont effilés et portent à leur sommet deux longues soies externes et quelques cils sur le bord dorsal.

*Différences sexuelles.* — Les femelles sont plus ovales, plus convexes, moins larges que les mâles ; leurs antennes sont plus courtes et plus trapues.

*S. Sancti-Gervasi* rappelle un peu par sa forme le *S. crypticola* Jeann. des grottes de la vallée de Serradell ; mais il est plus grand, plus large, sa pubescence est différente, l'article viii de ses antennes est aussi long que le ix au lieu d'être plus court, ses tarses antérieurs mâles sont plus dilatés. Il appartient cependant au même groupe d'espèces dont les styles latéraux du pénis ne portent que deux soies.

*HABITAT.* — Nous avons découvert cette espèce dans d'anciennes galeries de mine, dites « Minas de Canal », situées dans la sierra de San Gervas, distr. mun. de Llastarri, partido de Tremp, provincia de Lérida (Catalogne) ; elles se trouvent dans le bassin de la Noguera Ribagorzana.

### 3. *Speonomus ribagorzanus*, n. sp.

*TYPES* : 5 exemplaires recueillis dans la cueva de San Salvador le 20 juin 1911 (in coll. Biospeologica).

*Long.* : 3 mm. — Forme elliptique, déprimée, rappelant celle du *S. latebricola* (fig. 6), mais plus courte. Coloration pâle. Sculpture formée de points très fins et serrés sur la tête et le prothorax, de stries fines et régulières sur les élytres. Pubescence peu dense. *Antennes* (fig. 5) atteignant à peine les deux tiers de la longueur du

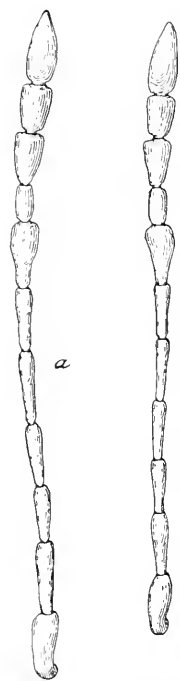


FIG. 5. — Antenne droite du *Speonomus ribagorzanus* Jeann.,  $\times 45$ .  
a : mâle ; b : femelle.

corps, relativement courtes et épaisses; les longueurs relatives des articles sont :  $1 \frac{3}{4}$ ,  $1 \frac{3}{4}$ ,  $1 \frac{2}{3}$ ,  $1 \frac{3}{4}$ , 2,  $1 \frac{3}{4}$ , 2, 1,  $1 \frac{1}{2}$ ,  $1 \frac{1}{2}$ ,  $1 \frac{3}{4}$ . L'article viii est nettement plus court que le ix et la massue n'est pas aplatie. *Prothorax* présentant la même forme que celui du *S. latebricola*. *Elytres* environ deux fois aussi longs que le prothorax, peu renflés, déprimés sur la suture, avec une strie suturale bien visible. *Carène* mésosternale formant un angle obtus, à sommet crochu. *Pattes* robustes, sans caractères particuliers, sauf que les tarses antérieurs mâles sont très dilatés, plus larges que le sommet du tibia; l'article i est aussi large que long et les articles ii et iii sont transverses. *Organe copulateur* mâle très arqué; les styles latéraux sont épais et portent à leur sommet 2 grandes soies et une houppe de cils assez nombreux sur le bord dorsal.

*Différences sexuelles* portant sur les tarses, les antennes un peu plus courtes chez les femelles et la forme du corps plus régulièrement elliptique et plus convexe chez les femelles.

*HABITAT*. — Cette espèce vit en compagnie du *S. Cerberus-arcticollis* dans la cueva de San Salvador, située près du pueblo de Bibils, distrito mun. de Bonansa, partido de Benabarre, provincia de Huesca (Aragon); elle s'ouvre dans le bassin de la Noguera Ribagorzana.

#### 4. *Speonomus latebricola*, n. sp.

*Types* : 300 exemplaires environ recueillis le 16 juin 1911, dans l'Espluga Llorna (*in coll.* Biospeologica).

Long : 2,5 mm. — Forme elliptique, étroite, déprimée, peu atténuée en arrière (fig. 6). Coloration pâle. Sculpture formée de points très fins et très serrés sur la tête et le prothorax, de stries transversales fines et très régulières sur les élytres. Pubescence dorée, soyeuse, courte et peu serrée, avec quelques petites soies dressées sur les côtés des élytres. *Antennes* (fig. 7) grêles, atteignant environ les deux tiers de la longueur du corps; les articles terminaux ne sont pas aplatis et les longueurs proportionnelles des articles sont :  $1 \frac{1}{2}$ ,  $1 \frac{1}{3}$ ,  $1 \frac{1}{3}$ ,  $1 \frac{1}{3}$ ,  $1 \frac{2}{3}$ ,  $1 \frac{1}{2}$ ,  $1 \frac{1}{2}$ , 1, 1, 1,  $1 \frac{1}{4}$ . *Prothorax* court, peu convexe, à côtés bien arqués et légèrement rétrécis aux angles postérieurs dans les deux sexes; la base est presque rectiligne, à peine bisinuée. *Elytres* allongés, parallèles, près de trois fois aussi longs que le prothorax, très déclives au sommet; la suture n'est pas déprimée et la strie suturale est bien visible sur le disque.

Carène mésosternale lamelleuse, élevée, formant un angle obtus, à sommet crochu. *Pattes* grêles; les tarses antérieurs mâles sont allongés, à peu près de même largeur que le sommet du tibia; leur

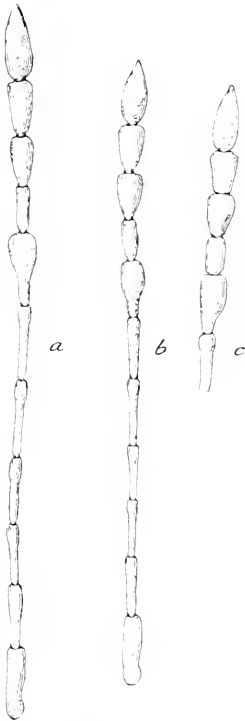


FIG. 7. — Antenne droite du *Speonomus latebricola* Jeann.,  $\times 45$ .

a : *forma typica*, mâle ;  
b : *forma typica*, femelle ;  
c : subsp. *elongatus*, femelle.

article 1 est plus long que large et les articles 2 et 3 sont carrés. *Organe copulateur mâle* court et arqué; les styles latéraux sont robustes et portent à leur terminaison 3 grandes soies divergentes et 3 cils très grêles, placés sur le bord

dorsal et représentant le pénicille existant chez toutes les espèces du genre *Speonomus*.

*Différences sexuelles* peu importantes : les femelles sont à peine un peu plus renflées et leurs antennes sont plus trapues, de façon que l'article viii est deux fois aussi long que large au lieu de quatre fois chez les mâles.

**HABITAT.** — La Noguera Pallaresa et la Noguera Ribagorzana, entre Poblade-Segur et Sopeira sont séparées par les sierras de Lleras et du San Gervas. *S. latebricola* habite le versant de la Ribagorzana de ces sierras, tandis que *S. crypticola* Jeann. occupe le versant de la N. Pallaresa. De plus, nous verrons que *S. latebricola* comprend deux races géographiques distinctes; la forme typique paraît spéciale à la sierra de Lleras, tandis que la race *latebricola-elongatus*, décrite ci-dessous, se trouve dans les grottes de la sierra de San Gervas.

Nous avons recueilli *S. latebricola*, forme typique, les 16 et 17 juin 1911, dans deux grottes de la sierra de Lleras qui sont : « Espluga Llorna », située près d'Espluga de Serra, et grotte dite

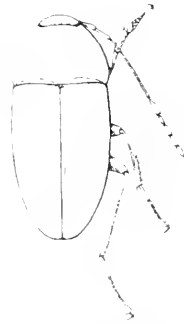


FIG. 8. — Silhouette du *Speonomus latebricola* Jeann., *forma typica*, mâle,  $\times 41$ .

« Lo Grallé », près de Castellet, districto mun. de Espuga de Serra, partido de Tremp, provincia de Lérida (Catalogne).

5. *Speonomus latebricola*, subsp. *elongatus*, nov.

TYPES : 3 exemplaires, recueillis dans la Cova del Sanat, le 18 juin 1911 (*in coll. Biospeologica*).

Les exemplaires recueillis dans les grottes du San Gervas, diffèrent des *S. latebricola* de la sierra de Lleras par les caractères suivants :

Les mâles sont plus allongés, leurs élytres sont plus parallèles, nullement renflés ; la plus grande largeur de leur corps se mesure un peu avant les angles postérieurs du prothorax.

Les femelles sont plus renflées, plus épaisses ; les côtés de leur prothorax sont moins arqués, non rétrécis aux angles postérieurs, de sorte que la plus grande largeur du prothorax se mesure aux angles postérieurs même. Les antennes des femelles sont plus épaisses, de façon que l'article viii est à peu près deux fois aussi long que large, au lieu de deux fois et demie chez la forme typique (fig. 7).

HABITAT. — Nous avons recueilli trois exemplaires de cette forme dans la Cova del Sanat, située dans la Peña du San Gervas, districto mun. de Llastarri, et un exemplaire mâle dans les Minas de Canal, situées dans le districto mun. de Llastarri, partido de Tremp, provincia de Lérida (Catalogne). Dans cette dernière grotte il a été trouvé avec le *S. Sancti-Gervasi* Jeann.

6. *Speonomus Cerberus*, n. sp.

TYPES : 14 exemplaires recueillis dans la Espuga de las Tosas, le 19 juin 1911 (*in coll. Biospeologica*).

Long. : 3,5 à 3,8 mm. — Forme elliptique, peu convexe (fig. 8). Coloration pâle. Sculpture formée de points extrêmement fins et serrés sur le prothorax, de stries fines et régulières sur les élytres. Pubescence dorée, fine et peu serrée. Antennes (fig. 9) atteignant à peu près les deux tiers de la longueur du corps, fines et peu épaissies au sommet ; les longueurs relatives des articles sont :  $1\frac{1}{3}$ ,  $1\frac{1}{3}$ ,  $1\frac{1}{2}$ ,  $1\frac{1}{3}$ ,  $1\frac{1}{2}$ ,  $1\frac{1}{3}$ ,  $1\frac{1}{3}$ , 1, 1, 1,  $1\frac{1}{3}$ . L'article viii dans les deux sexes est aussi long que le ix, quatre fois aussi long que large ; les articles terminaux ne sont pas aplatis. Prothorax très différent de forme dans les deux sexes. Chez les mâles il est plus



large que les élytres, ses côtés sont régulièrement et fortement arqués, très rétrécis aux angles postérieurs, de façon que la plus grande largeur du prothorax se mesure à l'union des trois quarts antérieurs et du quart postérieur ; la base est profondément bisi-

nuée. Chez les femelles le prothorax est un peu plus étroit que les élytres, ses côtés sont peu arqués, à peine rétrécis à la base. *Elytres* un peu plus de deux fois aussi longs que le prothorax, très étroits et peu renflés chez les mâles, avec la suture profondément déprimée en avant et la strie suturale bien visible sur le disque. Chez les femelles au contraire les élytres sont plus larges, plus convexes, un

peu plus larges que le prothorax. *Carène* mésosternale élevée, lamelleuse, formant un angle presque droit à sommet crochu. *Pattes* robustes, sans caractères spéciaux : les tarses antérieurs des mâles sont un peu plus étroits que l'extré-

FIG. 9. — Antenne droite du *Speonomus Cerberus*, subsp. *arcticollis* Jeann.,  $\times 30$ .  
a : mâle ; b : femelle.

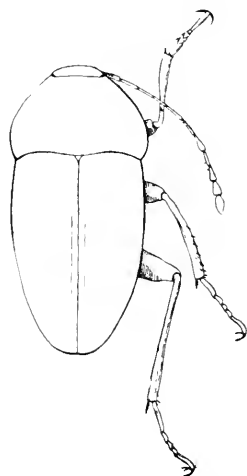


FIG. 8. — Silhouette du *Speonomus Cerberus* Jeann., *forma typica*, mâle.  $\times 11$ .

mité des tibias. *Organe copulateur mâle* conforme au type général du genre. Les styles latéraux sont effilés et portent à leur terminaison 3 grandes soies et une houppe de longs cils au nombre d'une quinzaine environ sur le bord dorsal.

Cette espèce est très différente de toutes les autres espèces espagnoles du genre par son dimorphisme sexuel qui rappelle celui des *S. pyrenaicus* Lesp. du versant français. Mais la forme générale et la structure des antennes du *S. Cerberus* empêchent qu'il puisse être confondu avec aucun autre. Avec les *S. latebricola* et *S. Brieti*, il doit être placé près du *S. Bolivari* Escal.

**HABITAT.** — Le *S. Cerberus* habite plusieurs grottes situées dans les sierras qui séparent le rio Isabeña de la Noguera Ribagorzana

au niveau de Pont-de-Suert. La forme typique, décrite ci-dessus, se trouve seule dans la grotte dite « Espluga de las Tosas », située dans la sierra de las Tosas, près de Bonansa, partido de Benabarre, provincia de Huesca (Aragon).

7. *Speonomus Cerberus*, subsp. *arcticollis*, nov.

Types : 20 exemplaires environ, recueillis le 20 juin 1911 dans la cueva de San Salvador (*in coll.* Biospeologica).

Long. : 3,5 à 3,8 mm. — Ce *Speonomus* diffère du *S. Cerberus* typique de l'Espluga de las Tosas par la forme générale du corps (fig. 10). Le prothorax des mâles, au lieu d'être ample, plus large que les élytres, très arqué latéralement, est au contraire plus étroit que les élytres et ses côtés sont faiblement arqués, de façon que la plus grande largeur du segment se mesure très peu avant la base. Les élytres des mâles sont amples, élargis au milieu et, en somme, la forme du corps des mâles chez la race *arcticollis* est à peu près celle des femelles de la race *Cerberus* typique. Quant aux femelles de la race *arcticollis*, elles sont très peu différentes des mâles, sauf que leur prothorax est encore plus étroit.

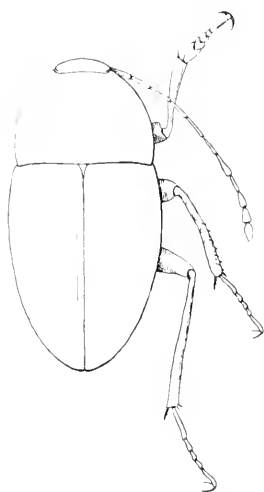


FIG. 10. — Silhouette du *Speonomus Cerberus*, subsp. *arcticollis* Jeann., mâle,  $\times 11$ .

HABITAT. — Le *S. Cerberus-arcticollis* se trouve en compagnie du *S. vibagorzanus* Jeann. dans la cueva de San Salvador, située près du pueblo de Bibils, distrito mun. de Bonansa, partido de Benabarre, provincia de Huesca (Aragon).

8. *Speonomus Brieti*, n. sp.

Types : 40 exemplaires recueillis, le 23 juin 1911, dans le Forato de los Moros (*in coll.* Biospeologica).

Long. : 2,8 à 3 mm. — Forme générale du *S. Sancti-Gereasi* (voir fig. 3), mais très différent de cette espèce par de nombreux caractères. Sculpture formée de points très fins et très serrés, mais

bien visibles sur toute la tête et le prothorax, de stries transversales fines et régulières sur les élytres. Coloration brun testacé foncé. Pubescence dorée, fine, assez dense. *Antennes* très grêles (fig. 11), atteignant les deux tiers de la longueur du corps, avec l'article viii très allongé, aussi long que le ix et la massue non aplatie. Les longueurs proportionnelles des articles sont :  $1 \frac{1}{3}$ ,  $1 \frac{1}{3}$ ,  $1 \frac{1}{4}$ ,  $1 \frac{1}{4}$ ,  $1 \frac{1}{2}$ ,  $1 \frac{1}{3}$ ,  $1 \frac{1}{4}$ , 1, 1, 1,  $1 \frac{1}{3}$ . *Prothorax* convexe, à côtés peu arqués, à peine rétréci à la base, celle-ci bisinuée. *Elytres* convexes, renflés, aussi larges que le prothorax et deux fois et demie aussi longs que lui, déclives et atténués au sommet ; la strie suturale est peu visible et la suture n'est pas déprimée. *Carène* mésosternale élevée, lamelleuse, formant un angle presque droit à sommet crochu. *Pattes* courtes et robustes ; tarses antérieurs mâles pas plus larges que le sommet du tibia. *Organe copulateur mâle* peu arqué ; les styles latéraux sont épais et portent à leur sommet 3 longues soies et une houppe de cils très longs et très nombreux.

Les *différences sexuelles* sont faibles ; le prothorax des femelles est un peu plus étroit et leurs antennes sont un peu plus courtes.

*S. Brieti* ressemble au *S. Sancti-Gervasi* par sa forme générale, mais il en diffère par sa sculpture, sa coloration, la forme de ses antennes, la structure de ses tarses antérieurs mâles et celle de son pénis. Il appartient au même groupe que *S. Bolivari*, *S. Cerberus* et *S. latebricola* ; il semble dériver d'une souche commune avec *S. Bolivari*, mais être à un stade évolutif moins avancé que cette espèce.

Je me fais un plaisir de dédier cette espèce à M. Lucien Briet, à qui nous devons la connaissance d'un grand nombre de grottes du Haut-Aragon et particulièrement celle des grottes de Lacort.

**HABITAT.** — *S. Brieti* habite deux grottes ouvertes dans le haut du barranco de Anduñano, qui débouche dans le río Ara près de Lacort ; ce sont : le Forato de los Moros et l'Espluga de Barrau,

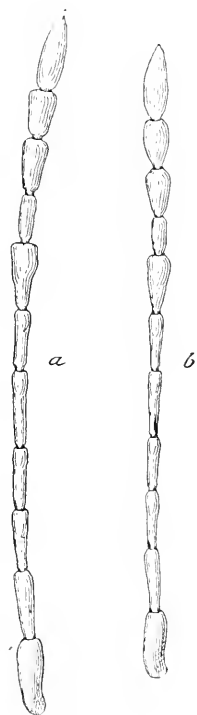


FIG. 11. — Antenne droite du *Spelonanus Brieti* Jeann.,  $\times 45$ .  
a : mâle ; b : femelle.

situés tous deux sur le pueblo de Jinnavel, districto mun. de Burgase, partido de Boltaña, provincia de Huesca (Haut-Aragon).

9. *Speonomus Bolivari*, subsp. *Luciani*, nov.

Types : 40 exemplaires environ, recueillis le 26 juin 1911 dans le Forau de la Drolica (*in coll. Biospeologica*).

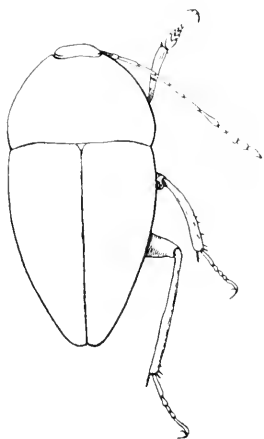


FIG. 12. — Silhouette du *Speonomus Bolivari*, subsp. *Luciani* Jeann., mâle,  $\times 41$ .

Long. : 3,5 à 3,8 mm. — Même forme, même coloration, même sculpture, même conformation des antennes et des pattes que chez *S. Bolivari* Esc. (voir *Revision des Bathysciine*, R. JEANNEL, 1911, p. 350, pl. I, fig. 28 et pl. IX, fig. 262). Il en diffère seulement par le contour du prothorax des mâles dont les côtés sont plus arqués, plus arrondis et plus rétrécis en arrière; de plus le prothorax est un peu plus large que les élytres au lieu d'avoir la même largeur qu'eux.

Je donne à cette race remarquable du *S. Bolivari* le prénom de M. Lucien Briet à qui nous devons l'indication du Forau de la Drolica.

HABITAT. — *S. Bolivari*, forme typique, occupe un certain nombre de grottes situées dans les vallées des rios Cinca, rio Velos et rio Xalle, c'est-à-dire dans le haut bassin du rio Cinca. La race *Luciani* au contraire se trouve très loin de là, isolée dans une grotte de la basse vallée du Cinca. Nous l'avons recueillie en effet dans la grotte dite « Forau de la Drolica », près de Sarsa-de-Surta partido de Boltaña, provincia de Huesca (Aragon).

Long. : 3,5 à 3,8 mm. — Même forme, même coloration, même sculpture, même conformation des antennes et des pattes que chez *S. Bolivari* Esc. (voir *Revision des Bathysciine*, R. JEANNEL, 1911, p. 350, pl. I, fig. 28 et pl. IX, fig. 262). Il en diffère seulement par le contour du prothorax des mâles dont les côtés sont plus arqués, plus arrondis et plus rétrécis en arrière; de plus le prothorax est un peu plus

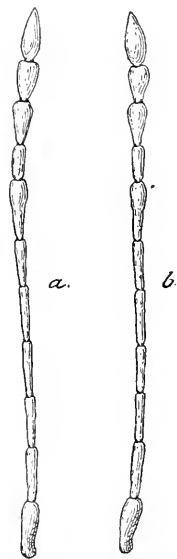


FIG. 13. — Antenne droite du *Speonomus Bolivari*, subsp. *Luciani* Jeann.,  $\times 30$   
a : mâle ; b : femelle.

Genre *SPEOPHILUS*, nomen novum.

SYNONYME : *Perrinia* Reitter, 1885 (nec *Perrinia* H. et A. Adams, 1854, Mollusca Trochidae).

Le nom de *Perrinia* ayant été en effet employé en 1854 par H. et A. ADAMS (1853-54) pour un genre de *Trochidae* de l'Océan Indien, je remplace le nom de *Perrinia* Reitter (1885) par celui de *Speophilus*, nom. nov. 1911.

Le genre *Speophilus* (voir *Perrinia*, in Revision des *Bathysciine*, R. JEANNEL, 1911, p. 362) renferme, avec les deux espèces nouvelles décrites ci-dessous, quatre espèces qui se distinguent de la façon suivante :

TABLEAU DES ESPÈCES ET RACES DU GENRE *Speophilus* JEANN.

- |   |  |
|---|--|
| 1. Prothorax campanuliforme, élargi à la base . . . . .   | 2  |
| — Prothorax rétréci à la base. . . . .  | 3  |
| 2. Long. : 2,6 mm. Base du prothorax un peu plus étroite que celle des élytres. Pubescence fine et dense. . . . .                                       | <i>Fonti</i> , sub-p. <i>infernus</i> Jeann. |
| — Long. : 3,5 mm. Base du prothorax exactement aussi large que celle des élytres. Pubescence très rare . . . . .  | <i>Carrodillæ</i> , n. sp.                   |
| 3. Strioles des élytres grossières, profondes et espacées. Carène mésosternale basse et crochue. Long. : 2,8 mm. . . . .                                | <i>Kiesenwetteri</i> Dieck.                  |
| — Strioles des élytres fines, régulières et serrées. Carène mésosternale élevée, lamelleuse, formant un angle presque droit. . . . .                    | 4  |
| 4. Long. : 2,8 mm. Prothorax présentant sa plus grande largeur au milieu, à côtés rétrécis en arrière chez le mâle, parallèles chez la femelle. . . . . | <i>Fonti</i> Jeann.                          |
| — Long. 3,2 à 3,5 mm. Prothorax présentant sa plus grande largeur avant le milieu, à côtés sinueux et rétrécis en arrière dans les deux sexes. . . . .  | <i>quadrifollis</i> , n. sp.                 |

1. *Speophilus Carrodillae*, n. sp.

TYPES : 18 exemplaires recueillis le 2 juillet 1911 dans la Grallera de Estadilla (in coll. Biospeologica).

Long. : 3,5 mm. — Forme elliptique, allongée, déprimée, également atténuée en avant et en arrière : la ligne du contour du prothorax se continue sans interruption avec celle du contour des

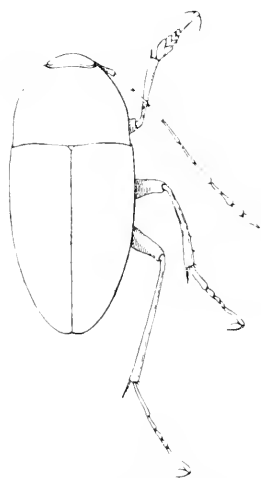


FIG. 14. — Silhouette du *Speophilus Carrodillae* Jeann., mâle,  $\times 11$ .

élytres (fig. 14). Coloration brun rougeâtre brillant. Sculpture formée de points très fins et très serrés sur la tête et le prothorax, de stries fines et régulières sur les élytres. Pubescence dorée, très fine et très rare. Antennes grêles, peu épaissies au sommet, atteignant à peu près les trois quarts de la longueur du corps ; l'article viii est très allongé et l'article xi est aplati ; les longueurs proportionnelles des articles sont :  $1\frac{1}{3}$ ,  $1\frac{1}{3}$ ,  $1\frac{1}{4}$ ,  $1\frac{1}{3}$ ,  $1\frac{1}{2}$ ,  $1\frac{1}{2}$ ,  $1\frac{1}{3}$ , 1, 1, 1,  $1\frac{1}{3}$ . Prothorax peu convexe, campanuliforme, à base aussi large que celle des élytres. Les côtés sont faiblement arrondis en avant, légèrement sinueux en arrière avant les angles postérieurs ; la base est bisinuée. Elytres

assez convexes, renflés, avec une trace de strie suturale sur le disque. La suture n'est pas déprimée. Carène mésosternale élevée, formant un angle presque droit, à bord antérieur convexe, à sommet denté. Pattes robustes et longues ; les tibias intermédiaires sont à peine épineux, les tarses antérieurs mâles sont à peu près aussi larges que le sommet du tibia. Organe copulateur mâle arqué ; les styles latéraux sont robustes et portent à leur terminaison 3 grandes soies et une houppie de cils longs et assez nombreux. Les différences sexuelles sont peu accusées ; les femelles sont un peu plus renflées que les mâles et leurs antennes sont un peu plus courtes.

HABITAT. — Nous avons recueilli cette belle espèce au fond de l'avenue dit « la Grallera de Estadilla », situé dans la sierra de la Carrodilla, près d'Estadilla, partido de Tamarite-de-Litara, provincia de Huesca (Aragon). Cette grotte dépend du bassin durio Cinca.

2. *Speophilus quadricollis*, n. sp.

TYPES : 20 exemplaires recueillis le 17 juin 1941 dans la grotte dite « lo Grallé » (in coll. Biospéologique).

Long. : 3,2 à 3,5 mm. — Forme elliptique, étroite, rétrécie en avant (fig. 15). Coloration brun testacé. Sculpture formée de points très fins et très serrés sur la tête et le prothorax, de stries fines et régulières sur les élytres. Pubescence fine et

assez dense. *Tête* arrondie, avec une carène occipitale très émoussée. *Antennes* (fig. 16) atteignant presque les trois quarts de la longueur du corps, peu épaissies au sommet. Les longueurs relatives des

articles sont :  $1^{1/3}$ ,  $1^{1/3}$ ,  $1^{1/3}$ ,  $1^{1/3}$ ,  $1^{1/2}$ ,  $1^{1/2}$ ,  $1^{1/3}$ , 1, 1, 1,  $1^{1/3}$ .

*Prothorax* peu convexe, plus étroit que les élytres, mais cependant plus large que long ; sa base est deux fois aussi large que son sommet. Les côtés sont fortement arqués en avant, légèrement sinués et rétrécis en arrière ; la plus grande largeur du prothorax se mesure avant le milieu. Les angles postérieurs sont légèrement défléchis et la base est bisinuée. *Elytres* deux fois et demie aussi longs que le prothorax, ovales, convexes, avec la trace d'une strie suturale ; la suture est déprimée en avant. *Carène* mésosternale peu élevée, formant un angle obtus à bord antérieur rectiligne et à sommet denté. *Pattes* longues et grêles ; les fémurs antérieurs au repos dépassent les bords latéraux du prothorax d'un bon cinquième de leur longueur ; les tibias intermédiaires sont à peine épineux ; les tarses antérieurs mâles sont aussi larges que le sommet du tibia.

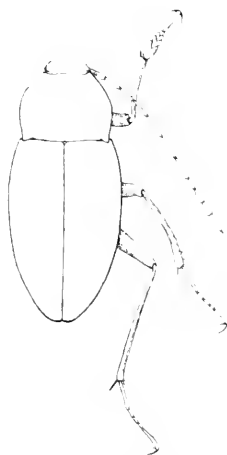


FIG. 15. — Silhouette du *Speophilus quadricollis* Jeann., mâle,  $\times 11$ .

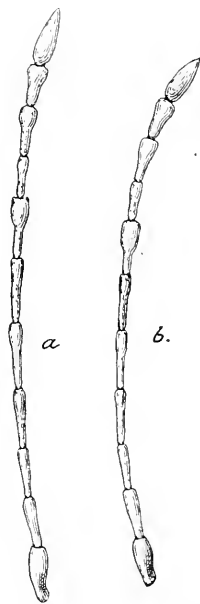


FIG. 16. — Antenne droite du *Speophilus quadricollis* Jeann.,  $\times 30$ .  
a : mâle ; b : femelle.

*Organe copulateur mâle* conforme au type générique. L'armature chitineuse du sac interne est très développée; les styles latéraux sont robustes et portent à leur terminaison 3 grandes soies et une houppe de cils très longs et très nombreux.

Les *différences sexuelles* sont peu considérables; les antennes des femelles sont un peu plus courtes et leurs élytres sont un peu plus reuflés.

**HABITAT.** — Cette espèce cohabite avec le *Speonomus latebricola* Jeann. dans la grotte dite « Lo Grallé », située près de Castellet, districto mun. d'Espluga de Serra, partido de Tremp, provincia de Lérida (Catalogne). Elle se trouve dans la sierra de Lleras, sur le versant de la Noguera Ribagorzana.

Genre *TROGLOCHARINUS* Reitter

*Troglocharinus Hustachei*, n. sp.

**TYPES:** 3 exemplaires recueillis, le 19 août 1910, par M. A. Hustache, dans la Cova del Gel (*in coll. Biospeologica*).

**Long :** 3 mm. — Forme grêle, très allongée, rétrécie en avant, rappelant celle d'un *Pholeuon* (fig. 17). Coloration testacée pâle. Sculpture formée de points très superficiels et très serrés sur la tête et le prothorax, de stries transversales fines sur les élytres; ces stries sont régulières à la base des élytres, irrégulières et dissociées dans la moitié apicale. Tête non rétractile, avec une carène occipitale effacée. *Antennes* atteignant les quatre cinquièmes de la longueur du corps, grêles, non aplaties au sommet. Les longueurs proportionnelles des articles sont :  $1 \frac{1}{4}$ ,  $1 \frac{1}{4}$ ,  $1 \frac{1}{4}$ ,  $1 \frac{1}{3}$ ,  $1 \frac{1}{2}$ ,  $1 \frac{1}{3}$ ,  $1 \frac{1}{4}$ , 1, 1, 1,  $1 \frac{1}{4}$ . *Prothorax* cordiforme, aussi large que long, aussi étroit à la base qu'au sommet; la plus grande largeur du prothorax se mesure à l'union du tiers antérieur et des deux tiers postérieurs. Les côtés sont très arrondis en avant, brusquement sinués en arrière, puis divergents aux angles postérieurs; ceux-ci sont aigus, saillants en dehors et la base est rectiligne. *Elytres* elliptiques, étroits, à peine une fois et demie aussi larges que le prothorax, trois fois aussi longs que lui. La gouttière marginale est bien visible de haut dans toute sa longueur, le sommet des élytres dépasse le niveau de la pointe du pygidium, la suture est régulière et il n'existe pas de strie suturale. *Carène* mésosternale basse, mais formant un angle obtus à sommet mousse. *Pattes* très longues et très grêles; les tibias intermédiaires sont droits et



inermes, les tarses antérieurs des mâles sont aussi larges que le sommet du tibia. *Organe copulateur mâle* identique à celui d'un *Speonomus* ; les styles latéraux sont robustes et portent à leur sommet 3 grandes soies et des cils très longs et très nombreux.

Chez les femelles les antennes sont plus courtes et plus épaisses au sommet, les élytres sont plus longs.

J'avais tout d'abord cru devoir placer cette belle espèce dans le genre *Antrocharidius* Jeann. (JEANNEL, 1911, p. 375) ; mais une étude plus minutieuse m'a convaincu qu'elle devait être placée à côté du *Troglocharinus Ferreri* Reitt., à cause de la gracilité de ses antennes, de sa carène mésosternale anguleuse, du sommet de ses élytres saillant et aussi de la sculpture de ses élytres formée de stries, tandis que chez *Antrocharidius orcinus* Jeann. il existe plutôt une ponctuation râpeuse alignée sur les élytres.

En tous cas *T. Hustachei* est très différent du *T. Ferreri* par sa petite taille, sa coloration, sa forme grêle, ses antennes plus courtes, sa carène mésosternale nullement crochue.

HABITAT. — M. A. Hustache a recueilli en août 1910 un certain nombre d'exemplaires de ce *Troglocharinus* sur une stalactite de la grande Cova del Gel, située près du sommet de la sierra de Montsech, districto mun. de Llimiana, partido de Tremp, provincia de Lérida (Catalogne). Nous avons visité cette grotte quinze jours après lui et n'y avons recueilli que 3 exemplaires du *Speonomus puncticollis* Jeann. (JEANNEL, 1910, p. CLVII).

#### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- 1853-55. — ADAMS (H. and A.). Genera of recent mollusca. (Van Voorst, London, 3 vol. .
1910. — JEANNEL (R.). Nouveaux Silphides cavernicoles des Pyrénées catalanes. (Archives de Zool. expér. et gén., 1910 [5], tome V, Notes et Revue, n° 6, p. CXLIX à CLXIII).
1911. — JEANNEL (R.). Revision des *Bathysciinae*, Morphologie, Distribution géographique, Systématique. (Archives de Zool. expér. et gén., 3<sup>e</sup> série, tome VII, p. 1-641, pl. I-XXIV).

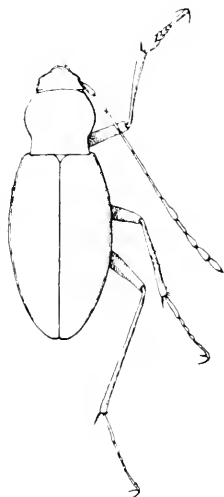


FIG. 17. — Silhouette du *Troglocharinus Hustachei* Jeann., mâle,  $\times 11$ .

## X

SUR UN *TOMOPTERIS APSTEINI* ROSA  
RÉCOLTÉ A LA STATION ZOOLOGIQUE DE BANYULS

par

A. MALAQUIN

et

F. CARIN

Professeur

Préparateur

à la Faculté des Sciences de Lille

à la Faculté des Sciences de Lille

Dans un récent travail <sup>1</sup>, nous avons signalé le développement tout à fait remarquable des parapodes caudaux, chez un Tomoptère provenant de la Station zoologique de Banyuls.

Nous croyons utile d'en donner ici une description détaillée.

Ce bel exemplaire nous a été communiqué par M. Racovitza, fixé

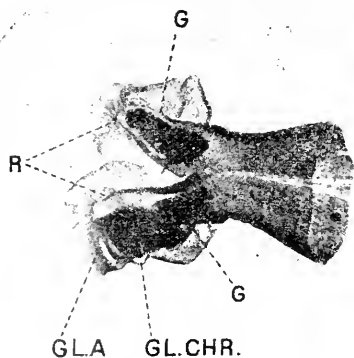


FIG. 1. — *Tomopteris Apsteini* Rosa. Neuvième parapode gauche du tronc × 10.

*gl. a.*, glande de l'aiguillon; *r.*, rosettes.

*g.*, gonades; *gl. chr.*, glande chromophile;

et conservé dans l'alcool. Comme cela est indispensable pour la spécification des Tomoptérides, nous avons monté dans le baume de Canada après coloration (au carmin aluné) l'un des parapodes du tronc (le 9<sup>e</sup> gauche). Cette préparation montre (voy. fig. 1) :

<sup>1</sup> A. MALAQUIN et F. CARIN. Note préliminaire sur les Annélides pélagiques provenant des campagnes de l'« Hirondelle » et de la « Princesse-Alice ». — t. Les Tomoptéridés. (*Bulletin de l'Institut océanographique de Monaco*; n° 295. 1911, page 10 (en note).

Deux rosettes, dans la position ordinaire, représentées par des aréoles claires (*r*) très légèrement pigmentées en jaune.

Une glande chromophile (*gl. chr*) volumineuse, qui occupe la portion inférieure de la pinnule ventrale et fait hernie dans la cavité de la rame.

Un aiguillon, et une glande de l'aiguillon (*gl. a*).

Des gonades (*g*), à la fois dans la rame dorsale et dans la ventrale. Ce sont des ovaires, non encore à maturité.

Les caractères anatomo-histologiques du parapode sont donc ceux de *Tomopteris Apsleini* Rosa, modifiés par nous <sup>1</sup>.

Les autres caractères concordent d'ailleurs pour la plupart avec ceux de cette espèce.

L'individu, dont nous donnons (fig. 2 et 3) une représentation photographique de la face dorsale et de la face ventrale, mesure 43 mm. dont 28 pour le tronc et 15 pour la queue.

Les antennes frontales, assez bien développées, vont s'effilant jusqu'à l'extrémité.

Le premier appendice sétigère est persistant; sa longueur est le  $\frac{1}{5}$  environ de celle des antennes. Il présente une soie, fait remarquable chez un individu de cette taille.

Le deuxième appendice sétigère atteint les  $\frac{2}{3}$  de la longueur du tronc; la soie ne nous a pas paru présenter d'encoches.

Les épaulettes vibratiles sont bien visibles dorsalement; elles convergent d'abord, puis deviennent parallèles jusqu'à leur extrémité, tout en se rétrécissant graduellement.



FIG. 2. — *Tomopteris Apsleini* Rosa.  
Face dorsale.  $\times 3$  env.

<sup>1</sup> A. MALAQUIN et F. CARIN, *Loc. cit.*, p. 7 et suivantes.

Les yeux pigmentés en noir, sont assez petits et médiocrement distants.

Le pharynx, dévaginé, est robuste.

Il y a 21 paires de parapodes du tronc. Leur longueur va en augmentant assez rapidement jusqu'à la 6<sup>e</sup> paire, au niveau de laquelle le corps atteint sa largeur maximum. Elle décroît lentement de la 9<sup>e</sup> à la 21<sup>e</sup> et dernière paire, en sorte que le tronc présente un contour à peu près ovale.

Ces parapodes sont robustes et serrés ; les pinnules sont arrondies.

A l'examen macroscopique on ne voit pas de rosettes sur le tronc des deux premières paires. Mais nous avons signalé que chez *T. Apsteini*, ces organes sont très difficilement observables ; au surplus la préparation du 9<sup>e</sup> parapode nous a montré que, sur les pinnules, les rosettes étaient aussi très peu apparentes.

Bien que l'individu soit une femelle, on ne voit pas d'ouvertures sexuelles : ce qui s'explique par l'état peu avancé de maturité des gonades.

On remarque sur le 8<sup>e</sup> parapode gauche une excroissance sphérique située sur le tronc, du côté antérieur.

Nous ne sommes pas fixés sur la nature de cette production.

Déjà, nous l'avions observée sur des Tomoptéridés appartenant au Musée océanographique de Monaco.

A partir de la 22<sup>e</sup> paire, où commence la région caudale, les parapodes, changent brusquement d'aspect. Cela, d'ailleurs, a été signalé par Rosa, comme un caractère particulier de la femelle

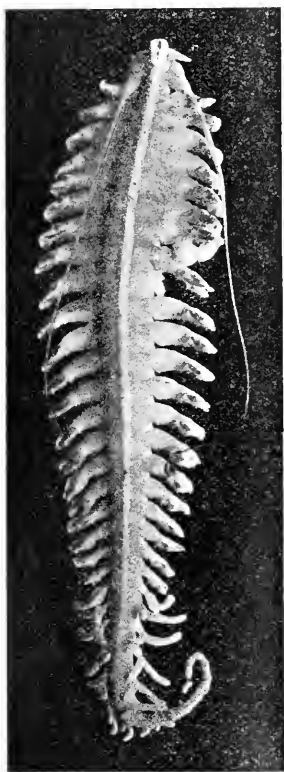


FIG. 3. — *Tomopteris Apsteini* Rosa.  
Face ventrale.  $\times 3$  env.

de cette espèce<sup>1</sup>. Mais ce qui est ici remarquable, c'est le développement extraordinaire des premiers parapodes caudaux.

Ils sont, en effet notablement plus grands que les derniers parapodes du tronc. Ce développement porte uniquement sur les rames, qui s'allongent, la dorsale surtout, en prenant l'aspect de languettes. Le tronc, au contraire, se réduit beaucoup.

Les pinnules sont disposées à l'extrémité et au bord interne des rames seulement, le bord externe de ces dernières étant presque complètement dépourvu (voir fig. 4).

Le 3<sup>e</sup> parapode gauche coloré et monté ne montre de glandes d'aucune sorte.

Ces parapodes sont au nombre d'une douzaine de paires. Ils se



FIG. 4. — *Tomopteris Apsteini* Rosa.  
Quatrième parapode caudal gauche  $\times 10$ .

réduisent de plus en plus jusqu'à devenir rudimentaires et à peine perceptibles. L'extrémité de la queue est dénudée sur une longueur de quelques millimètres.

En résumé notre exemplaire est un *Tomopteris Apsteini* Rosa, femelle, remarquable surtout par la division très distincte du corps

<sup>1</sup> D. ROSA. Raccolte planctoniche fatte dalla r. nave « Liguria ». Anellidi. Parte I. Tomopteridi (*Pubblicazioni del R. Istituto di Studi superiori pratici e di perfezionamento in Firenze*, 1908, p. 288).

en deux régions, due aux différences morphologiques du paropode. Ces différences portent : 1° sur la structure ; 2° sur la taille.

D'ordinaire il y a passage insensible de la région du tronc à la région caudale. Ici il n'y a pas de transition. Cela donne à ce Tomoptère un aspect particulier et fait qu'à première vue, il semble appartenir à une espèce non encore décrite.

## REVUES CRITIQUES

### XI

#### LE SYSTÈME NERVEUX DE L'ASCARIS

*D'après des travaux récents*

(fin) <sup>1</sup>

par Etienne de ROUVILLE

Docteur ès sciences

Maître de Conférences adjoint à la Faculté des Sciences de Montpellier

J'ai l'intention, dans ce quatrième et dernier article, d'analyser l'important Mémoire <sup>2</sup> que R. GOLDSCHMIDT, arrivé à la fin de ses recherches sur le système nerveux de l'*Ascaris*, a récemment consacré à l'étude de la structure fine des cellules et des fibres nerveuses de ce Nématode et à l'examen de certains problèmes qui se rattachent à cette étude.

Dans ce travail, l'auteur que nous suivrons pas à pas traite successivement les questions suivantes : 1° les formations d'enveloppe et de soutien du système nerveux ; 2° les fibres nerveuses ; 3° les cellules ganglionnaires ; 4° l'innervation des muscles ; 5° les neurofibrilles.

#### *Le Tissu glial.*

GOLDSCHMIDT entend par là les formations d'enveloppe et de soutien du système nerveux, et non pas seulement les fibres gliales. Ces formations sont très diverses et comprennent : les masses de tissu qui réunissent entre eux les organes centraux ; les enveloppes des gros troncs nerveux ; les éléments gliaux des organes des sens ; les enveloppes spécifiques, particulièrement intéressantes, des cellules ganglionnaires.

<sup>1</sup> Voir *Archives de Zoologie expérimentale et générale* 1910 [5]. Tome V, *Notes et Revue*, n° 3, p. LXXXI à XCVIII ; Tome VI, n° 1, p. XX à XLVII ; et 1911 [5]. Tome VII, *Notes et Revue*, n° 2, p. XXXVIII à XLIX.

<sup>2</sup> Das Nervensystem von *Ascaris lumbricoides* und *megalocephala*. III Teil. — (*Festschrift zum sechzigsten Geburtsstage Richard Hertwigs*, Ed. II, 1910. G. Fischer, Jena).

Ce tissu glial est *particulier* chez *Ascaris*, comme l'est, d'ailleurs, le tissu conjonctif, auquel en 1906 GOLDSCHMIDT réservait le nom de tissu isolant « Isolationsgewebe ».

Il peut se ramener à quelques cellules gliales peu nombreuses dont la substance s'est transformée en un système de lamelles caractéristiques. Son plus grand développement préside à l'enveloppement de l'anneau nerveux (fig. 1 et fig. 2). Comme on le voit dans la figure 2, ce tissu est plus dense autour de l'anneau (gris) et plus lâche dans la région où se trouve le noyau. Les lamelles ne sont pas absolument indépendantes les unes des autres, mais elles sont irrégulièrement unies entre elles. Ce tissu glial ne doit pas, d'ailleurs, être confondu avec la gaine de l'anneau qui, sur les coupes, apparaît comme une membrane fortement colorable;

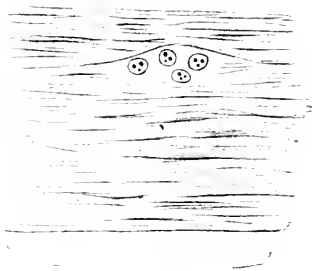


Fig. 1.

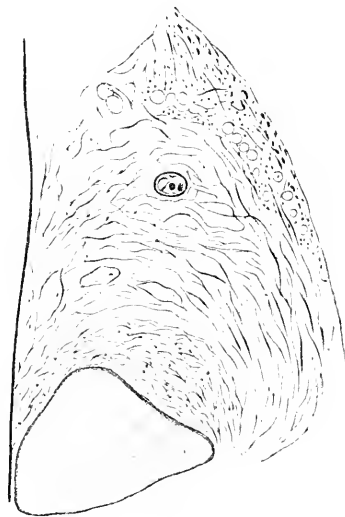


Fig. 2.

il remplit l'espace laissé libre entre les différents groupes des ganglions latéraux, d'une part, et le tissu des champs latéraux, de l'autre. Si, dans cette région, deux ganglions sont très éloignés entre eux, ils sont réunis par le tissu glial dont les lamelles, en sortant de l'un convergent pour former un faisceau fibreux qui pénètre entre le tissu des champs latéraux, et rayonne ensuite dans l'autre ganglion.

LES ENVELOPPES GLIALES DES GROS TRONCS NERVEUX. — Comme les organes centraux, les nerfs périphériques sont, eux aussi, entourés de gaines gliales dues à la transformation en lamelles de quelques cellules gliales peu nombreuses; toutefois une partie du corps plasmatique de ces cellules n'est pas devenue lamelleuse; cette région est remplie de fines

granulations et de vacuoles, et contient aussi des formations fibrillaires (fig. 3 : à gauche, la cellule gliale qui forme le tissu autour des nerfs ; cette figure montre la coupe transversale d'un faisceau nerveux sublatéral avec ses sept fibres nerveuses, dont l'une a été rencontrée à la hauteur de la cellule 53, et d'une fibre de soutien. Le tout est entouré d'une masse gliale lâche qui, à sa périphérie, passe à la substance de la cellule gliale ; on rencontre de semblables cellules dans les grands nerfs dorsal et ventral).

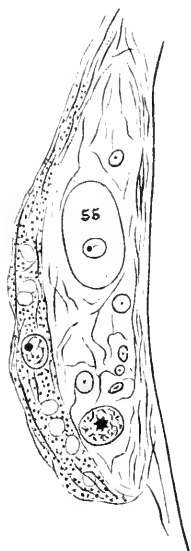


Fig. 3.

L'anneau nerveux possède son enveloppe gliale qui reconnaît une double origine : la première constituée par deux cellules gliales situées, chacune, dans le champ latéral, hors de l'anneau ; la seconde par cinq cellules appartenant à l'anneau même : deux latérales, une dorsale et une ventrale, dans la région du ganglion ventral.

LES ÉLÉMENTS DE SOUTIEN GLIAUX DES ORGANES DES SENS. — Ils ont été déjà étudiés par Godschmidt en 1903 (voir la « Première partie » de mon analyse).

Dans ces cellules, par exemple dans la cellule de soutien de l'organe sensoriel latéral de la lèvre inférieure, on trouve, on peut se le rappeler, la transformation caractéristique en lamelles des parties périphériques de la cellule.

L'ENVELOPPE GLIALE SPÉCIFIQUE DE LA CELLULE GANGLIONNAIRE. — En dehors du tissu glial commun à tous les nerfs et à tous les ganglions, il en existe un spécial qui fournit son enveloppe à chacune des cellules gan-

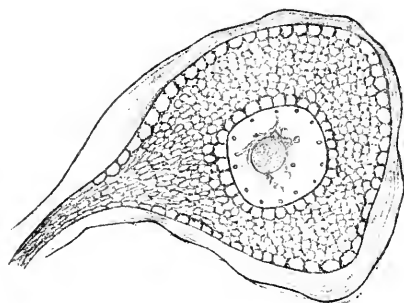


Fig. 4.

glionnaires ; elle se rencontre chez tous les Invertébrés et aussi chez les Vertébrés. Elle prend un développement particulier chez *Ascaris*. La complication n'intéresse, il est vrai, que certaines cellules ganglionnaires. La plupart, avant tout toutes les petites cellules, sont entourées d'une



simple enveloppe gliale formée de lamelles concentriques dont les plus externes constituent une véritable capsule limitante (fig. 4).

Si l'on examine une préparation même totale des grandes cellules unipolaires du ganglion ventral, on voit que chacune (fig. 5) est entourée

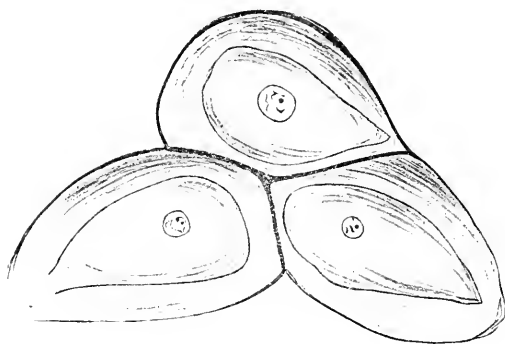


Fig. 5.

par une large capsule qui s'applique intimement contre celle des cellules voisines. Ces cellules, observées sur des coupes, montrent une fine striation radiaire; pour GOLDSCHMIDT qui l'a étudiée avec soin, cette striation est due à l'entrée de filaments gliaux dans le corps de la cellule; ces

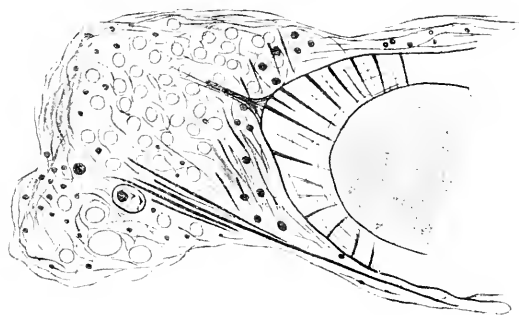


Fig. 6.

filaments qui forment en dehors de la cellule ganglionnaire, et directement en contact avec elle, un ensemble ayant la forme d'une petite corbeille (fig. 6), prennent, en réalité, leur origine dans une « cellule mère » dont la structure nettement vacuolaire rappelle celle du champ latéral dans lequel elle est située; on aperçoit à droite son noyau rencontré par la coupe.

Sur des préparations réussies, Goldschmidt a pu observer que ces filaments étaient creux.

*Les fibres nerveuses.*

a) LE PLASMA. Ce qui frappe tout d'abord dans les fibres nerveuses de de l'*Ascaris*, c'est leur richesse tout à fait extraordinaire en plasma et la grande variabilité qu'offre leur diamètre (fig. 7) ; de plus, une même fibre (motrice) ne conserve pas le même volume sur tout son parcours.

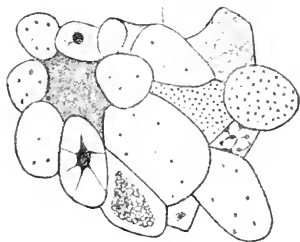


Fig. 7.

rayonnent des filaments plasmatiques (fig. 7).

Les fibres doivent être excessivement riches en eau et être de consistance molle ; aussi leur conservation intacte est-elle très difficile à obtenir.

Certaines (fig. 8) ont leur plasma tout entier transformé en fines fibres longitudinales.

Tous ces caractères concernent uniquement les fibres nerveuses provenant directement de l'anneau ; celles qui, au contraire, sont les

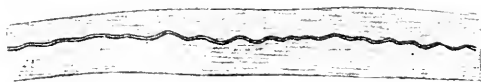


Fig. 8.

prolongements d'une cellule ganglionnaire relativement éloignée de cette région, se distinguent nettement par leur structure alvéolaire, caractéristique de cette dernière cellule.

b. LES NEUROFIBRILLES. Elles existent dans toute fibre nerveuse d'*Ascaris*. Leur structure rappelle complètement celle décrite par Apathy dans les neurofibrilles des Hirudinées. Elles sont toujours arrondies, au contour très net, à la paroi lisse, ne présentant jamais de varicosités et ne sont jamais unies entre elles par des ponts transversaux. Leur allure est changeante dans les différentes fibres nerveuses, mais ces variations,

toutefois, ne sont pas typiques, par exemple pour les fibres motrices ou les fibres sensibles; elles sont tout à fait indépendantes, au contraire, de la nature de la fibre.

. Le plus souvent, il existe une seule neurofibrille axiale à l'intérieur de

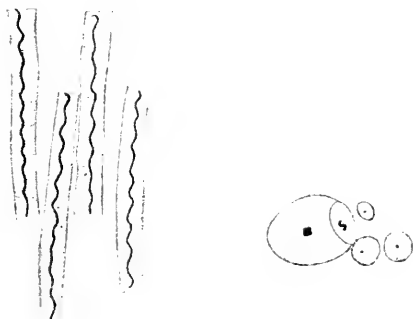


Fig. 9.

la fibre. Dans les fibres nerveuses minces, en particulier dans la plupart des fibres sensibles, la fibrille ne paraît pas être formée de fibrilles élémentaires (fig. 9); il en est de même, souvent aussi, dans les fibres



Fig. 10.

motrices peu épaisses: au contraire, dans les grosses fibres sensibles (fig. 8) et les larges fibres motrices (fig. 10), on distingue aisément un nombre plus ou moins grand de fibrilles élémentaires constituant la neurofibrille.

*Les Cellules ganglionnaires.*

a) STRUCTURE DE LEUR PLASMA. Ces cellules de l'*Ascaris* sont le plus beau sujet que l'on puisse trouver pour démontrer la *structure alvéolaire* du protoplasma : cette structure s'observe dans les cellules vivantes elles-mêmes ; aussi est-il impossible de la nier.

La disposition des alvéoles dans l'intérieur de la cellule est d'ailleurs, variable.

Dans les *grandes* cellules unipolaires (fig. 4), on distingue *trois* zones assez nettes ; la zone *externe* répond à la zone alvéolaire externe décrite

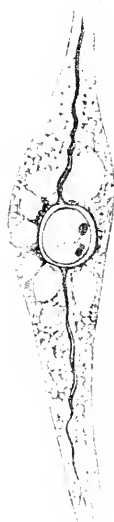


Fig. 11.



Fig. 12.

par Apathy dans le plasma des cellules ganglionnaires des Hirudinées ; elle comprend une seule rangée d'alvéoles ; la zone *moyenne* occupe la plus grande partie de la cellule ; elle répond à la couche interne d'Apathy, et montre un ensemble très délicat d'alvéoles qui se continue directement dans le prolongement nerveux.

Enfin, autour du noyau, on rencontre de nouveau une couche unique de grands alvéoles : c'est la zone *interne*.

Ces trois zones existent dans presque toutes les cellules, mais elles sont moins nettes dans les cellules unipolaires de moyenne et de petite taille, ainsi que dans les cellules bipolaires ; et même, dans les petites cellules bipolaires (fig. 11), la distinction des zones devient impossible ; à la place de la zone alvéolaire interne on observe souvent tout autour du noyau un certain nombre de grosses vacuoles, dues à l'action sur les alvéoles des liquides conservateurs.

Il faut ajouter que les grandes cellules étant toutes pénétrées par les filaments gliaux que nous venons de décrire, présentent une orientation nettement radiaire de leurs alvéoles (fig. 12 : les filaments n'ont pas été représentés).

b) LA SUBSTANCE TIGROÏDE. La substance tigreïde ou chromophile que PRENANT (1899) rapproche avec raison de son ergastoplasme des cellules glandulaires est, nous le savons aujourd'hui, un corps très voisin des nucléoprotéïdes ; elle proviendrait, d'après SCOTT (1899) et COLLIX (1906) de la chromatine du noyau et doit jouer un rôle très actif dans la vie de la cellule. Elle se rencontre, d'ailleurs, dans le plasma des cellules ganglionnaires de tous les animaux et s'y montre disposée de façon très diverses.

Dans les petites cellules ganglionnaires de l'*Ascaris*, cette substance est très peu développée et y existe en général à l'état diffus ; toutefois

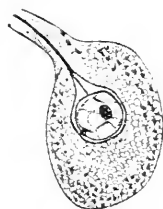


Fig. 13.

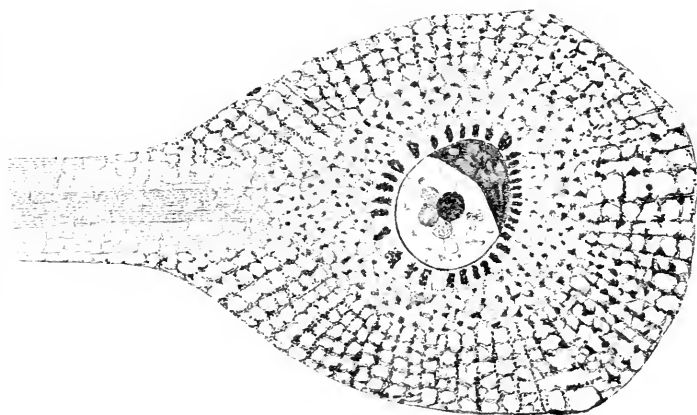


Fig. 14.

(fig 13), elle peut, quoique rarement, s'y localiser dans la couche alvéolaire externe. Dans les grandes cellules, au contraire, elle y acquiert un grand développement : c'est ainsi que l'on distingue dans la cellule trois zones tigreïdes correspondant aux trois zones alvéolaires.

La zone *interne* varie dans son allure ; elle peut ne constituer qu'une zone très mince, ou bien être uniformément répartie dans la zone alvéolaire interne, ou enfin, souvent, se montrer comme formée de bâtonnets assez larges rayonnant autour du noyau (fig. 14).

La zone *moyenne* peut se réduire à des amas de rares granulations ; elle peut même faire complètement défaut.

La zone *externe*, souvent très développée, est constituée par des grains chromatiques de grosseur variable rappelant ceux de la zone interne (fig. 14).

GOLDSCHMIDT a, d'autre part, à maintes reprises, constaté que cette substance tigreïde pouvait, dans une même cellule ganglionnaire, se présenter sous des aspects très différents, répondant selon lui à divers moments de l'activité de cette cellule. Un de ces stades est représenté

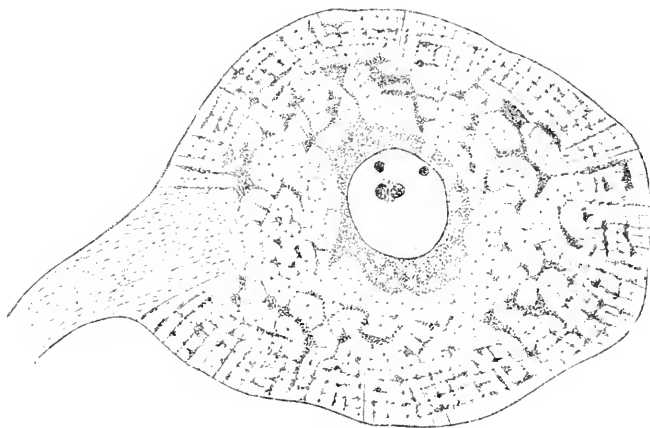


Fig. 15.

dans la figure 15 ; cette image est souvent offerte par les cellules 23 et 24 et uniquement par elles. La cellule 24 montre même, dans une unique préparation il est vrai, une structure tout à fait remarquable (fig. 16).

L'auteur avoue que la première idée suggérée par cette observation est certainement celle d'un état pathologique ou d'un artefact. Les zones tigreïdes typiques manquent : aucune trace de la zone interne, et seulement un pâle souvenir de la zone externe. Dans la zone alvéolaire moyenne, trois pelotons fortement colorés dont les éléments ont absolument l'aspect de chromosomes.

Quelle est donc leur signification ?

GOLDSCHMIDT, malgré les apparences contraires, n'hésite pas à leur attribuer une nature tigreïde, et cela pour deux raisons : d'abord parce qu'il a rencontré une cellule dans laquelle la substance tigreïde se présente toujours et invariablement sous un aspect semblable ; ensuite

parce qu'il les a observés aussi bien dans la cellule 24 gauche que dans la droite (nous savons que les cellules nerveuses sont généralement chez l'*Ascaris*, disposées par paires). Il en déduit que, d'une part « à la symétrie dans la structure du système nerveux répond une symétrie dans la fonction », et que, d'autre part, « les cellules ganglionnaires isolées, celles appartenant à une même paire, par exemple, doivent remplir une fonction tout à fait spécifique, strictement localisée ».

Il faut ajouter que les filaments qui constituent les pelotons en question n'ont pas cependant la composition chimique de la substance tigrée : l'hématoxyline au fer les noircit beaucoup plus fortement, et l'or les impressionne aussi beaucoup plus vivement ; ces éléments figurés rappellent tout à fait à Goldschmidt « l'appareil chromidial » qu'il a, en 1904, décrit chez les Nématodes, dans toutes les cellules fonctionnant avec une intensité spéciale, et l'amènent ainsi à penser qu'ils doivent certainement jouer un rôle dans la vie de la cellule <sup>1</sup>.

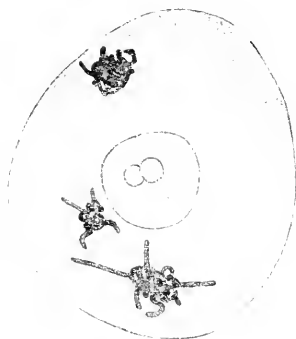


Fig. 16.

Quant à l'origine de la substance tigrée, l'auteur allemand tend à la localiser dans la chromatine du noyau.

À côté de cette substance tigrée, il existe encore dans la cellule ganglionnaire de l'*Ascaris* d'autres enclaves auxquelles Goldschmidt consacre un court chapitre, mais qui sont de faible importance.

c) LE NOYAU. Comme on peut s'en rendre compte en jetant les yeux sur les figures 12 et 15, le noyau des cellules ganglionnaires ne présente rien de particulièrement intéressant ; on y distingue une membrane nucléaire, un réseau de linéine plus ou moins développé et des nucléoles en nombre variable. Toutefois, la cellule 37, et elle seule, a un noyau tout à fait caractéristique (fig. 14), portant sur un de ses côtés un épais capuchon chromatique, indistinctement vacuolisé.

GOLDSCHMIDT se pose même la question de savoir si ce capuchon se trouve en dedans ou en dehors du noyau ; peut-être, dit-il, la substance

<sup>1</sup> Sous ce nom d'appareil chromidial, Goldschmidt, on le sait, entend un système de petits filaments chromatiques, de fibrilles diversement tordues en spirale et s'étendant tout autour du noyau ; il les considère comme une partie intégrante du noyau, notamment comme des chromidies.

Cet appareil chromidial n'est, toutefois, pas admis par tous les auteurs. Il est énergiquement nié par F. VEJDovsky (1907) et par son élève FR. BILEK (1908, 1910) ; ce dernier écrit : « L'appareil chromidial de Goldschmidt ne représente aucune structure fonctionnelle vraie, mais est dû à de défectueuses méthodes de conservation et à une insuffisante technique. Ses chromidies ne sont que de grossiers artefacts... Les préparations que m'a communiquées GOLDSCHMIDT ne sont pas fixées ; elles sont donc inutilisables, surtout pour un travail scientifique qui a la prétention d'innover ».

qui le constitue établit-elle quelque relation entre le noyau et le cytoplasme ?

d) LES NEUROFIBRILLES. Quoique d'une importance capitale, elles n'ont pas encore été décrites dans la cellule ganglionnaire de l'*Ascaris*. Notre auteur, nous le savons, (voir la 3<sup>e</sup> Partie de cette Etude) n'admet pas, en effet, les résultats des recherches de Deineka qu'il accuse d'avoir décrit comme neurofibrilles des éléments plasmatiques n'ayant aucun rapport avec elles.

La méthode de l'or d'Apathy, quoique inconstante et exigeant, par suite, beaucoup de persévérance, est préférée par GOLDSCHMIDT à toutes les autres, voire même à celle de Cajal ; un de ses plus grands avantages serait de permettre une fixation préalable tout à fait irréprochable : c'est ainsi que dans le cas où la coloration des fibrilles est couronnée de succès, les fibrilles se distinguent très facilement des éléments gliaux et des autres parties de la cellule également bien venus, et que si, au contraire, la coloration des fibrilles laisse à désirer, il est tout de même possible d'utiliser la préparation.

a') LES CELLULES DU TYPE DE LA CAPSULE CENTRALE.

Dans le système nerveux de l'*Ascaris*, la « neurofibrillation » représente un type tout à fait exceptionnel, que l'auteur appelle « le type de la capsule centrale ».

C'est le type auquel appartiennent la plupart des petites cellules ; il

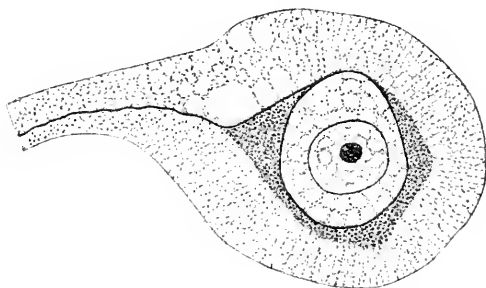


Fig. 17.

caractérise les cellules unipolaires, mais s'observe aussi chez quelques cellules bipolaires.

Quant aux grandes cellules, elles répondent à un second type, celui des « cellules aux stries radiaires » ; parmi elles, toutefois, il en existe une, la cellule unipolaire 23 qui, en même temps, rentre dans le premier type ; grâce à sa taille et à sa structure particulièrement nette, c'est elle que GOLDSCHMIDT décrit la première et avec le plus grand soin ; c'est elle aussi que nous prendrons pour exemple.

Autour du noyau (fig. 17) se trouve une épaisse couche alvéolaire interne, séparée de la couche externe par une membrane remarquable



que l'auteur allemand appelle « capsule centrale » par analogie avec la capsule qui, chez les Radiolaires, sépare l'ectoplasme de l'endoplasme. Immédiatement en dehors d'elle, on distingue un amas plus ou moins développé de très fines granulations ne présentant aucune structure, et qui peuvent, d'ailleurs, ne pas entourer complètement la capsule (fig. 19). Ajoutons que cette dernière ne serait pas continue; la coupe de cette même cellule 25 dessinée dans la figure 18, la montre, en effet, interrompue sur une assez grande étendue.

Le fait capital sur lequel insiste GOLDSCHMIDT est que « la capsule centrale est en continuité avec les neurofibrilles » (fig. 17 et 19)... « Ces fibrilles courent directement vers la capsule centrale et se fondent avec elle ». (Dans la figure 17, on peut suivre la fibrille à droite contre la substance granuleuse jusqu'au contact de la capsule; dans la figure 19,

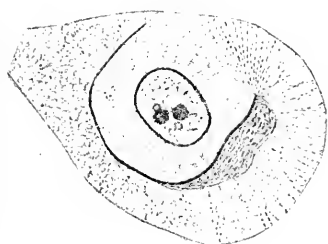


Fig. 18.

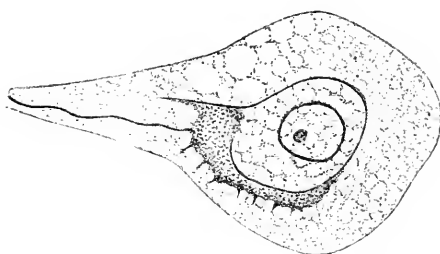


Fig. 19.

des deux fibrilles, l'une, la plus longue, se termine dans la substance granuleuse, l'autre, dont la coupe n'a rencontré que l'extrémité, atteint au contraire, la capsule).

C'est aussi contre la capsule centrale que s'insèrent les filaments gliaux rayonnants (fig. 18). « La capsule centrale qui appartient au système neurofibrillaire sert donc de point d'insertion aux éléments de soutien gliaux qui, du dehors, pénètrent dans la cellule. »

Dans d'autres cellules qui possèdent également une capsule centrale, la substance granuleuse peut, toutefois, faire défaut.

#### b') LES CELLULES DU TYPE DES FIBRILLES TRAVERSANTES.

Le cas le plus simple est fourni par quelques-unes des petites cellules ganglionnaires (fig. 20). Dans les prolongements de cette cellule sensorielle se trouve un faisceau de très fines fibrilles; celles-ci atteignent, on le voit, la membrane nucléaire où elles paraissent se terminer.

La cellule 90 du ganglion ventral I (fig. 21) nous montre une fibrille unique courant dans la zone privée de substance figoïde; la coupe dessinée ici ne l'a, d'ailleurs, pas intéressée sur toute son étendue.

D'autres fois, enfin (fig. 22), le faisceau de fibrilles se fend avant d'arriver au contact du noyau qui se trouve alors, avec sa substance

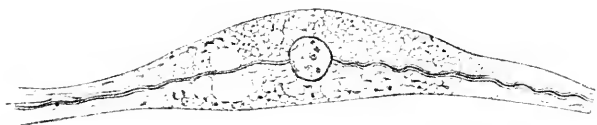


Fig. 20.

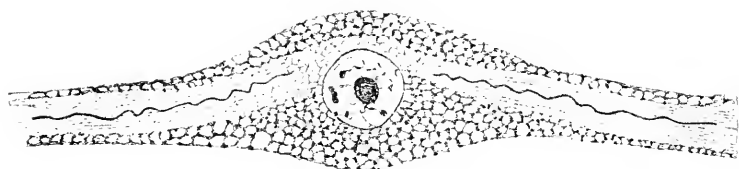


Fig. 21.

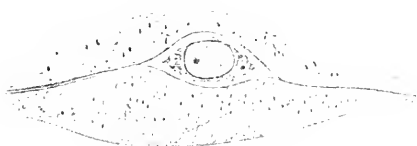


Fig. 22.

figuroïde, entouré par de plus fines fibrilles; une observation superficielle pourrait même faire croire à l'existence d'une capsule centrale!

#### c) LES GRANDES CELLULES AUX STRIES RADIAIRES.

C'est, on se le rappelle, une cellule aux stries radiaires, la cellule 23 (fig. 17), que nous avons déjà décrite comme « cellule du type de la capsule centrale ». Cependant, dans les *grandes* cellules, les fibrilles ont, en général, une autre allure; par exemple dans celles du ganglion céphalique ventral.

Le faisceau fibrillaire, à son entrée dans la cellule (fig. 23), se décompose en ses éléments qui, sous la forme d'une trainée continue, suivent la limite entre les deux couches alvéolaires externe et moyenne. Il est

curieux de constater que les stries radiales de ces cellules viennent toujours buter contre les fibrilles sur lesquelles elles s'insèrent : on peut se demander, dit l'auteur, s'il n'existe pas un rapport entre elles.

Une coupe transversale de la cellule 20 du ganglion céphalique dorsal



Fig. 23.

fig. 24 montre nettement la disposition concentrique des fibrilles autour du noyau et l'insertion sur elles des filaments gliaux.

Ajoutons, enfin, que GOLDSCHMIDT, après l'examen d'un cas pathologique présenté par une de ces cellules, croit pouvoir admettre l'existence,

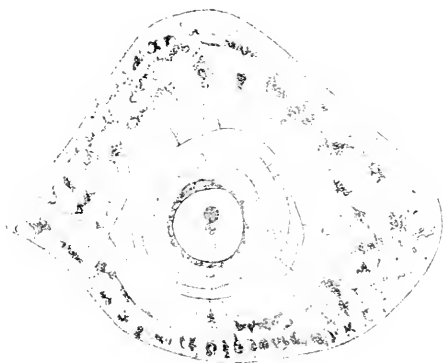


Fig. 24.

entre les deux couches alvéolaires externe et moyenne, d'un *réseau fibrillaire* dans lequel s'engageraient les filaments gliaux. « Ces derniers étant, en outre, renforcés par le système des fibres concentriques, il en résulterait un appareil compliqué de fibrilles résistantes ».

### *L'Innervation des Muscles.*

L'étude de l'innervation des muscles si spéciale chez l'*Ascaris* permet de préciser le rôle qui est dévolu aux neurofibrilles.

Nous savons déjà que chez les Nématodes ce n'est pas le nerf qui se dirige vers le muscle, mais, au contraire, le muscle qui se rend au devant du nerf. Chaque cellule musculaire envoie un ou plusieurs prolongements transversaux à l'un des nerfs longitudinaux avec lequel ce prolongement se confond et va chercher ainsi l'innervation sur la fibre nerveuse non ramifiée de ce nerf.

RONDE, déjà en 1902, donnait de cette disposition anatomique bien curieuse les détails suivants : « Les prolongements musculaires se résolvent, avant d'atteindre le nerf, par divisions successives, en petites branches qui s'unissent directement aux fibres nerveuses les plus externes des nerfs médians, de façon que, dans la région de contact, la gaine de la fibre nerveuse disparaît complètement et que la substance musculaire pénètre à la façon d'une cheville plus ou moins loin dans l'axone. La cheville se divise encore un grand nombre de fois jusqu'à ce que son spongioplasme se soit transformé en nombreuses fibrilles que l'on confond avec celles de l'axone : le spongioplasme de la cellule musculaire doit vraisemblablement se continuer directement dans celui de l'axone. Souvent il ne se forme pas de cheville, et le prolongement musculaire pénètre sans transition dans l'axone privé en cet endroit de sa gaine. Mais, même dans ces cas, on observe une union très nette du spongioplasme musculaire et du spongioplasme de la fibre nerveuse ».

Ces observations ont été vérifiées par tous ceux qui ont étudié de près l'histologie des Nématodes. Aussi GOLDSCHMIDT s'étonne-t-il que deux chercheurs puissent, de nos jours, nier des faits aussi bien établis.

L'un, BILEK (1909) déclare ne pas avoir observé cette fonte du prolongement transversal de la cellule musculaire avec la fibrille longitudinale.

L'autre, DEINEKA (1908), voyant partout dans *Ascaris* les mêmes rapports que chez les Vertébrés, pense avoir trouvé dans ce Nématode une innervation répondant à celle de ces derniers. Il croit tout d'abord que les prolongements transversaux représentent « une seconde, quoique incomplète couche musculaire », opinion erronée émise par LEUCKART (1863), mais réfutée, depuis, par tout les savants.

Voici, d'ailleurs, comment l'innervation, chez l'*Ascaris*, a apparu à DEINEKA dans ses préparations au bleu de méthylène : « Les épaisses fibres des troncs nerveux laissent s'échapper d'elles des branches nerveuses longues et fortes, d'ailleurs inégales, qui, à leurs extrémités, portent les appareils moteurs.

Quelques-unes de ces branches sont à ce point courtes qu'elles ne sortent pas du territoire du tronc nerveux et se terminent sur les ramifications musculaires qui pénètrent dans le tronc lui-même. D'autres branches atteignent les ramifications musculaires disposées autour du tronc et finissent là en s'appuyant, pour ainsi dire, sur elles.

Beaucoup, parmi les fibres nerveuses, pénètrent dans la couche des prolongements musculaires qui entourent le tronc nerveux et se terminent en se ramifiant au milieu d'eux, souvent à une grande distance du tronc. Quelques-unes de ces fibres nerveuses suivant les prolongements musculaires arciformes, atteignent avec eux les cellules musculaires, et finissent entre elles dans de petites plaquettes situées plus ou moins profondément au-dessous de la sous-cuticule. Les fibres motrices des troncs sont souvent pourvues de grandes protubérances, ce qui fait que les petites branches nerveuses ne sortent pas des fibres mêmes, mais se détachent ensemble de ces protubérances, et cela au nombre de 3, 4 et plus...

Les appareils terminaux auxquels aboutissent les fibres motrices sont de petites dilatactions montrant nettement une structure fibrillaire : leur forme et leur taille sont, d'ailleurs, très variables. Tantôt ce sont de petites plaquettes unies, ovales ou anguleuses, intimement appliquées contre les prolongements musculaires ou leurs ramifications, tantôt de petites coupes s'appuyant sur le muscle. Ils peuvent, eux-mêmes, se ramifier et les fines tiges qui prennent ainsi naissance sur eux vont se terminer dans d'autres dilatactions, plus petites.

Souvent, enfin, les ramifications ultimes se divisent à leur tour et forment une touffe délicate dont les branches se terminent dans de minuscules plaquettes ».

Au total, conclut DEINEKA, il n'existe aucune différence essentielle entre le mode d'innervation des muscles chez *Ascaris* et celui que l'on observe chez les Vers et les autres animaux.

Ayant ainsi reproduit textuellement les idées de son collègue russe, GOLDSCHMIDT se demande : Comment donc expliquer une telle divergence d'opinion entre DEINEKA d'une part et tous les autres chercheurs, de l'autre ? La méthode du bleu de méthylène aurait-elle permis à ce savant de distinguer des détails que n'auraient pu révéler d'autres techniques ? Question à laquelle, s'empresse de déclarer notre auteur, il est très facile de répondre.

DEINEKA a eu sous les yeux les mêmes dispositions que les autres histologistes, mais il s'est laissé, à tort, entraîner par cette idée préconçue qu'il devait chez *Ascaris* retrouver les mêmes rapports que chez les Vertébrés : il a faussement interprété ses préparations, d'ailleurs très belles.

GOLDSCHMIDT a illustré sa démonstration par les deux schémas que je reproduis ici (fig. 25) ; celui de gauche dans lequel DEINEKA représente l'innervation du muscle telle qu'il l'entend, on y distingue la coupe d'une fibre nerveuse et les régions de contact avec les prolongements musculaires ; celui de droite où est figurée cette innervation telle qu'il l'a lui-même constatée (dans ce dernier dessin, le nerf est à gauche ; le muscle, à droite). Du premier coup d'œil, écrit-il, on voit qu'il s'agit ici « des mêmes choses ».

Dans les préparations au bleu de méthylène, les prolongements d'innervation *a)* de la cellule musculaire s'étaient, eux aussi, colorés dans le voisinage immédiat de la fibre nerveuse, et *uniquement* dans cette région : aussi n'était-il pas possible de poursuivre cette coloration jusqu'à la cellule musculaire même.

Dans le dessin de DEINEKA, le point de rencontre caractéristique, conique, du prolongement apparaît exactement comme dans le dessin de

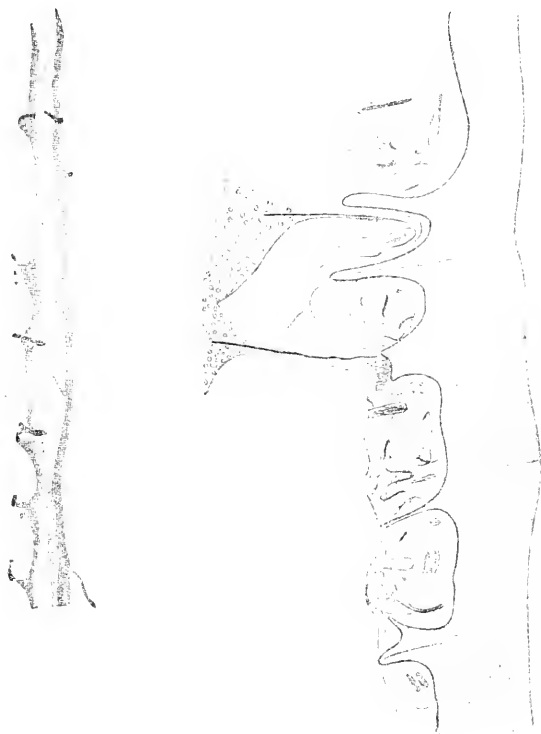


Fig. 23.

GOLDSCHMIDT ; dans l'un comme dans l'autre se retrouvent les protubérances d'où s'échappent plusieurs prolongements. Ce que DEINEKA a pris pour ses plaques terminales motrices correspond tout simplement aux points où, sur les prolongements (musculaires) d'innervation a cessé d'agir la coloration au bleu de méthylène.

Sans s'en douter, DEINEKA n'a fait que confirmer le schéma connu de l'innervation des muscles, et, dans ses dessins, il en a même donné de très belles illustrations !

Il est donc bien établi que des prolongements de cellules musculaires courent directement vers les fibres des nerfs longitudinaux et se fondent avec elles pour y chercher leur innervation. Au point précis de leur rencontre, le nerf leur envoie un prolongement conique (figure de droite) que des coupes en séries montrent clairement, pénétrant directement dans le prolongement vésiculeux de la cellule musculaire.

La question la plus intéressante est de savoir comment se comportent les neurofibrilles dans ces régions d'innervation.

APATHY a déjà résolu cette question en 1893. Pour lui, des fibrilles se séparent du faisceau fibrillaire des fibres nerveuses, pénètrent dans le prolongement d'innervation, gagnent ensuite, à travers ce dernier, le

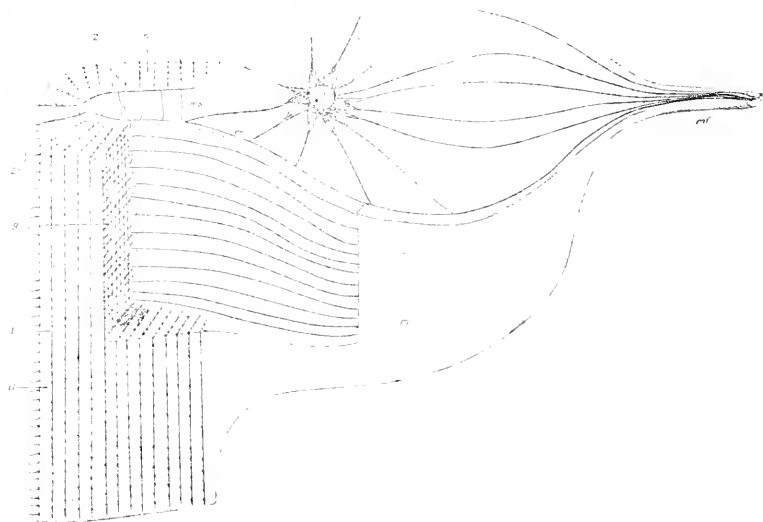


Fig. 26.

prolongement vésiculeux (*mf*) des cellules musculaires pour se ramifier enfin d'une manière très compliquée. Certaines fibrilles (*zs*) traversent l'écorce contractile (*cl*) de la cellule musculaire et passent dans la sous-cuticule d'où elles se dirigent à nouveau vers le système nerveux central (fig. 26).

GOLDSCHMIDT a vérifié la plupart des idées d'APATHY (1904, 1909) ; mais il est allé plus loin et a pu prouver ce que K. C. SCHNEIDER avait entrevu, à savoir que ces fibrilles (*r*, *ra*, *l*, *z*) représentent un squelette cellulaire typique qui, dans la cellule musculaire, réagit en antagoniste interne contre la contraction. La preuve en est surtout formée par leur mode de distribution qui répond bien aux besoins mécaniques (fig. 26), et aussi par ce fait que les mêmes fibrilles président à l'insertion sur la cuticule.

APATHY avait admis que ces fibrilles sont en continuité avec les neurofibrilles des fibres motrices. En fait elles passent dans le prolongement d'innervation et courent suivant son axe, comme GOLDSCHMIDT l'a montré (1909) dans un précédent Mémoire; il existe, toutefois, d'autres prolongements qui ne se fondent pas avec le nerf, mais s'insèrent sur les bourrelets latéraux; en eux courent les mêmes fibrilles squelettiques; elles atteignent la sous-cuticule et la traversent pour aller s'insérer sur la cuticule.

GOLDSCHMIDT avoue qu'il croyait absolument impossible que les fibrilles des cellules musculaires pussent être en continuité avec les neurofibrilles, d'autant plus qu'APATHY n'avait donné aucun dessin pour appuyer son affirmation, et cependant il a, depuis, dû reconnaître l'exactitude de cette opinion; il a pu, en effet, sur ses propres préparations, observer qu'en fait les fibrilles du prolongement d'innervation sont en continuité avec celles de la fibre nerveuse.

Déjà dans une préparation (fig. 25; schéma de droite) où les neurofibrilles de la fibre nerveuse ne sont pas colorées, on voit, courant dans l'axe de deux des prolongements d'innervation une fine fibrille qui pénètre dans la fibre. La figure 10 nous montre ces rapports entre fibrilles musculaires et fibre nerveuse avec une grande netteté. Dans le grand dessin, l'on voit les fibrilles provenant de deux prolongements d'innervation se diriger directement vers le faisceau fibrillaire axial de la fibre et, après s'être bifurquées, se fondre avec les fibrilles longitudinales (le triangle correspondant à l'entrée de la fibrille squelettique inférieure dans la fibre a été ajouté par le lithographe). Dans le petit dessin, on observe la région où se confondent le prolongement d'innervation et la fibre nerveuse; on y distingue aussi l'entrée de la fibrille squelettique dans le faisceau fibrillaire nerveux (le dessin de l'auteur n'a pas été bien fidèlement rendu par le lithographe; en réalité, la fibrille squelettique à l'air de s'ancrer dans le faisceau nerveux).

Se basant sur ces relations bien mises en évidence par APATHY, et lui GOLDSCHMIDT, énonce cette proposition: « dans l'innervation des muscles de l'*Ascaris*, une fibrille squelettique de la cellule musculaire est en continuité avec les neurofibrilles de la fibre nerveuse ».

#### *Fonction des Neurofibrilles.*

LES NEUROFIBRILLES SONT-ELLES L'ÉLÉMENT CONDUCTEUR DU SYSTÈME NERVEUX?

Depuis les recherches d'APATHY (1897) on considère les neurofibrilles comme représentant l'élément spécifique fondamental du nerf. Toutefois cette opinion n'est pas admise par tous; LENHOSSEK (1910), en effet, s'est inscrit en faux contre ce qui, d'après lui, n'est qu'une hypothèse sans fondement, et GOLDSCHMIDT partage entièrement sa manière de voir.

L'argument le plus éloquent en faveur des idées d'APATHY était le fait que « l'on avait observé des fibrilles sortant de l'extrémité des fibres et se rendant dans un treillis fibrillaire diffus dans lequel s'opérait l'union entre les différents neurones »; or APATHY lui-même a, par la suite, désavoué ces fibrilles *nues*.



La question restait donc pendante, visant le rôle que pouvaient bien jouer les neurofibrilles, et c'est à cette question que GOLDSCHMIDT a répondu dans un des chapitres les plus intéressants de son Mémoire.

Notre auteur fait tout d'abord allusion aux travaux de KOLTZOFF (1906, 1908) sur les lois mécaniques qui régissent la forme de la cellule.

Vu la consistance fluide du plasma, celui-ci, à l'état d'équilibre, revêt naturellement la forme ronde ; une autre forme n'est pour lui possible que sous certaines conditions : par exemple s'il existe autour de lui une membrane élastique, ou bien s'il a à subir une pression venant du dehors, ou encore si des tensions inégales s'exercent sur différents points de sa surface, ou enfin, s'il possède un squelette interne.

KOLTZOFF a le grand mérite d'avoir montré que presque partout où des cellules se présentent sous une forme particulière différente de la forme arrondie (spermatozoïdes, protozoaires, globules du sang, cellules épithéliales, musculaires et ganglionnaires), l'on a affaire à un squelette cellulaire consistant en de délicates fibrilles disposées suivant certaines règles de façon à protéger la cellule contre toute déformation.

C'est à ces considérations que GOLDSCHMIDT a donné le nom de « Principe de Koltzoff » principe qu'il a essayé d'appliquer à la cellule ganglionnaire de l'*Ascaris*.

« C'est un fait, dit-il, que la cellule ganglionnaire dispose d'un plasma particulièrement mou ; elle a une forme compliquée et constante ; cette constance est à ce point frappante dans le système nerveux de l'*Ascaris* que chacune de ses 162 cellules ganglionnaires est reconnaissable à première vue. Cependant la cellule ganglionnaire est une cellule comme toutes les autres, et les lois de la « mécanique protoplasmique » ont pour elle la même valeur que pour les autres, ce qu'ont souvent oublié les Neurologistes sans éducation cytologique. Un squelette cellulaire lui est donc aussi nécessaire, et si nous avions à lui construire ce squelette, nous donnerions certainement à la fibre un filament axial semblable à celui des Ciliés ou à celui de la tête de maints spermatozoïdes ; s'il s'agissait d'une cellule ganglionnaire piriforme, nous imaginerions un réseau de filaments s'ancrant au moyen de tiges rayonnantes dans le noyau central ; bref, nous construirions un squelette sur un plan rappelant en tous points celui qui a dû présider à l'édification de l'ensemble neuro-fibrillaire ».

Aussi GOLDSCHMIDT estime-t-il que « les neurofibrilles représentent un *squelette cellulaire* ordonné d'après le principe de KOLTZOFF, dont l'existence et la disposition sont simplement une nécessité physique, qui n'a absolument rien à faire avec la fonction nerveuse proprement dite, destiné seulement à empêcher la cellule de se déformer et de se détruire » ; pour lui, « les neurofibrilles ne sont pas une structure spécifique, fonctionnelle de la cellule nerveuse, mais l'expression d'une loi valable pour toutes les cellules animales ».

D'autre part, nous venons de voir dans le chapitre précédent que les cellules musculaires géantes (fig. 26) possèdent un très beau squelette

cellulaire, très compliqué, qu'ARATNY, à cause de la ressemblance de ses éléments avec des neurofibrilles avait, à tort, pris pour un appareil neurofibrillaire; nous savons aussi que cet auteur a, le premier, établi la continuité qui existe entre ces fibrilles musculaires et les neurofibrilles de la fibre motrice. GOLDSCHMIDT est donc autorisé à déclarer que la nature squelettique des neurofibrilles se trouve ainsi démontrée: « De la continuité de filaments non nerveux avec les neurofibrilles, on doit conclure que ces dernières ne sont pas, elles non plus, de nature nerveuse... » ARATNY, écrit-il, a ainsi lui-même donné le premier, coup de pioche à la fosse de la doctrine neurofibrillaire ! »



Fig. 27.

D'autres preuves, d'ailleurs, viennent à l'appui des idées de GOLDSCHMIDT: je n'ai qu'à rappeler ici quelques points déjà relevés dans cette étude de la structure caractéristique de certaines cellules ganglionnaires.

Ce sont d'abord les remarquables cellules aux stries radiales (fig. 23 et 24); les filaments gliaux, évidemment *non nerveux*, provenant du dehors, pénètrent, on se le rappelle, profondément dans ces cellules et se montrent *en continuité* avec les neurofibrilles. Filaments et neurofibrilles forment entre eux un système compliqué soutenant la cellule nerveuse, et auquel celle-ci est en quelque sorte suspendue.

Ce sont ensuite les cellules du type de la capsule centrale (fig. 17 et 19); elles nous ont montré autour de leur noyau une capsule résistante, centrale avec laquelle sont *en continuité* les neurofibrilles; contre cette même capsule viennent aussi buter les éléments « de soutien » gliaux (fig. 18).

Ce sont enfin les petites cellules unipolaires piriformes que nous avons vues posséder autour de leur capsule centrale une masse granuleuse, plasmatique, plus ou moins développée, dans laquelle se termine une neurofibrille. Sur des préparations réussies (fig. 27), on aperçoit « comme la plus belle confirmation du Principe de Koltzoff » un prolongement de la capsule centrale pénétrer dans cette masse et lui servir en quelque sorte de squelette.

GOLDSCHMIDT établit aussi dans son Mémoire que ses idées sur le rôle purement mécanique des neurofibrilles ne sont ébranlées ni par les expériences des Physiologistes, ni par les observations des Pathologistes, ni enfin par les recherches les plus récentes des Histologistes sur la cellule ganglionnaire des Vertébrés.

Ajoutons, en terminant cette analyse, que LEXNOSSEK, dans son étude sur « la signification physiologique des neurofibrilles » émet sur le rôle de ces éléments une opinion toute voisine de celle de GOLDSCHMIDT. Pour lui, la fonction capitale des neurofibrilles est d'étayer *pendant le développement* de la fibre nerveuse, la fibre plasmatique molle en voie de croissance, lui offrant ainsi les conditions nécessaires à son évolution.

Toutefois GOLDSCHMIDT va plus loin : il ne se contente pas de faire jouer aux neurofibrilles un rôle pendant le développement : il leur en assigne un très important pendant l'existence même de la cellule ; étendant cette fonction des neurofibrilles aux fibrilles de cellules autres que les cellules nerveuses, il la fait entrer dans le cadre d'une loi cellulaire générale.

### Résumé général

Arrivé à la fin de cette étude, je crois bon de condenser en quelques propositions les caractères essentiels et particuliers que nous a présentés le système nerveux de l'*Ascaris* :

1. — Ce système nerveux frappe tout d'abord par son *exceptionnelle simplicité* et par la *constance* de ses éléments.

2. — Il étonne aussi par le *nombre* et la *variété* des organes sensoriels, bien surprenants, en effet, chez un parasite !

3. — Il se distingue encore par la présence d'un appareil accessoire des fibres nerveuses dans les organes sensoriels, je veux dire par les cellules « de soutien » et « d'escorte ».

4. — Ainsi que nous l'avons vu dans notre deuxième article, il doit être considéré comme intermédiaire entre celui des Cœlentérés et celui des Annélides : le plexus n'y est plus diffus ; un organe central y a fait son apparition ; des connexions précises s'établissent à longue distance entre les divers éléments : on assiste là, nous le répétons, à une tentative heureuse vers l'établissement du neuropilème.

5. — Le tissu *glial* y est exceptionnellement développé.

6. — La structure *alvéolaire* est évidente dans ces cellules ganglionnaires.

7. — Un type de « Neurofibrillation » qui n'a, jusqu'ici, jamais été décrit nulle part et désigné par GOLDSCHMIDT sous le nom de « type de la capsule centrale » : cette capsule qui entoure le noyau est en continuité avec les neurofibrilles, et sur elle viennent s'insérer les filaments gliaux.

8. — Le mode d'innervation des muscles y est tout à fait exceptionnel : chez l'*Ascaris*, ce n'est pas le nerf qui se dirige vers le muscle, mais au contraire le muscle qui se rend au devant du nerf.

9. — Dans cette innervation, une fibrille de la cellule musculaire est en continuité avec les neurofibrilles de la fibre nerveuse.

10. — Les neurofibrilles de la cellule nerveuse ne représenteraient pas, pour GOLDSCHMIDT, l'élément conducteur du système nerveux, mais seraient simplement des fibrilles *squelettiques*, comme celles de la cellule musculaire, n'ayant absolument rien à faire avec la fonction nerveuse. Notre auteur croit, d'ailleurs, devoir attribuer ce rôle purement mécanique aux neurofibrilles de tous les systèmes nerveux de la série animale <sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Ceux qu'intéresserait spécialement l'étude du système nerveux de l'*Ascaris* et qui désireraient l'approfondir trouveront la littérature complète de ce sujet dans les Mémoires de Goldschmidt et de Deimeka que je viens d'analyser et auxquels j'ai, chemin faisant, renvoyé le lecteur. Un seul travail est trop récent pour avoir pu y être mentionné : c'est celui de FR. BILEK : « Die Muskelzellen der grossen Ascaris-Arten » (*Anat. Anz.* 37<sup>e</sup> Band. N° 23. 16 juillet 1910 ; p. 67-78).

## TABLE SPÉCIALE DES NOTES ET REVUE

1911. [5]. Tome VIII



## Articles originaux

- AWERINZEW (A.). — Ueber die Pigmente von *Strongylocentrotus droebachiensis*, p. 1.
- BILLARD (A.). — Note préliminaire sur les espèces nouvelles de *Plumulariidae* de l'expédition du « Siboga » (avec 16 fig.), p. LXII.
- CALVET (L.). — Sur deux espèces nouvelles de Bryozoaires de la Méditerranée: *Idmonea arborea* n. sp. et *Amathia Pruvoti* n. sp. (avec 2 fig.), p. LVII.
- CARIN (F.). — Voir A. Malaquin et F. Carin, p. xcviii.
- CHATTON (E.). — Ciliés parasites des Cestes et des Pyrosomes: *Perikaryon cesticola* n. g., n. sp., et *Conchophrys Davidoffi* n. g., n. sp. (avec 6 fig.), p. VIII.
- COLLIN (B.). — Notes complémentaires sur la conjugaison des Infusoires astomes. — I. *Anoplophrya Brasili* Léger et Duboscq (avec 1 fig.), p. xx.
- CUÉNOT (L.). — Le déterminants de la couleur chez les Souris, étude comparative (7<sup>e</sup> Note), p. XL.
- FAGE (L.). — Sur les races locales de l'Anchois *Engraulis encrassicholus* Linné. Réponse à M. Pietro Lo Guidice, p. LXXII.
- JEANNEL (R.). — Nouvelles espèces de *Bathysciinae* cavernicoles (Coléoptères) des Pyrénées espagnoles (avec 17 fig.), p. LXXI.
- MALAQUIN (A.) et F. CARIN. — Sur un *Tomopteris Apsteini* Rosa récolté à la station Zoologique de Banyuls (avec 4 fig.), p. xcvi.
- SCHLEGEL (C.). Anatomie sommaire de la première Zoé de *Maja squinado* Latr. Note préliminaire à des recherches sur l'organogénèse des Décapodes brachiures (avec 4 fig.), p. XXIX.

## Revue critiques.

- ROUVILLE (E. de). — Le système nerveux de *E. ascaris*, d'après les travaux récents (fin) (avec 27 fig.), p. cii.

Paru le 20 Novembre 1911.

Les directeurs :

G. PRUVOT et E.-G. RACOVITZA.

# BIOSPEOLOGICA

XX <sup>(1)</sup>

## DIPTÈRES

(PREMIÈRE SÉRIE)

suivi d'un Appendice sur les Diptères cavernicoles  
recueillis par le D<sup>r</sup> Absolon dans les Balcons.

PAR

le D<sup>r</sup> M. BEZZI,

Turin.

### TABLE DES MATIÈRES

	Pages
AVANT-PROPOS .....	1
Énumération des espèces .....	20
<i>Orthorrhapha nematocera</i> .....	20
<i>Orthorrhapha brachycera</i> .....	49
<i>Cyclorrhapha aschiza</i> .....	52
<i>Cyclorrhapha schizophora schizometopa</i> .....	61
<i>Cyclorrhapha schizophora holometopa</i> .....	62
Diptères cavernicoles recueillis par le D <sup>r</sup> Absolon dans les Balcons .....	82
Auteurs cités .....	83

### AVANT-PROPOS

Les collections de Diptères trouvés dans les cavernes que M. Racovitza a bien voulu me confier pour l'étude, sont très importantes, non seulement parce qu'elles augmentent le nombre des espèces connues comme cavernicoles, mais parce qu'elles nous permettent de nous former une idée plus précise sur les rapports des Diptères avec le domaine souterrain.

(1) Voir pour BIOSPEOLOGICA I à XIX, ces ARCHIVES, tome VI, VII, VIII et IX de la 4<sup>e</sup> série; et tome I, II, IV, V, VI et VII, de la 5<sup>e</sup> série.

Les Diptères se comportent bien différemment que les autres arthropodes en général avec lesquels ils partagent les mêmes conditions d'existence. Si nous prenons en considération, par exemple, les Coléoptères, nous voyons que les espèces cavernicoles ont une distribution très restreinte, la plupart des espèces sont cantonnées et beaucoup ne se rencontrent que dans une seule grotte.

Chez les Diptères les choses se passent tout différemment. Si nous examinons l'énumération des espèces de la collection, nous trouvons qu'elles sont presque toutes pourvues d'une large distribution géographique. Sur 44 espèces, 17 se trouvent simultanément en Europe et dans l'Amérique du Nord ; deux espèces (*Aphiochaeta rufipes* et *Heleomyza serrata*) ont même été trouvées dans des grottes d'Amérique et d'Europe.

Ceci pourrait être attribué au fait qu'il n'y a pas de Diptères cavernicoles proprement dits, que toutes les espèces rencontrées dans les cavernes sont purement accidentelles ; je me réserve de dire plus loin ce que je pense à présent sur ce point. Mais nous pouvons observer que même des espèces qui n'ont pas encore été trouvées en dehors des grottes, ont aussi une assez large distribution géographique : ainsi *Lycoria* subsp. *Absoloni*, *Phora aptina*, *Limosina Racovitzai* se trouvent dans les cavernes de la péninsule balcanique et dans celles de la France méridionale.

Mais nous pouvons constater un autre fait intéressant, à savoir que la plupart des Diptères recueillis dans les cavernes appartiennent aux groupes qu'on considère comme les plus anciens dans l'échelle d'évolution de ces insectes. Parmi les Orthorrhaphes nématocères les plus richement représentées sont les familles des Lycoriïdes et des Fungivorides qui appartiennent toutes les deux au groupe des Eucéphales, qui est le plus ancien ; les Oligoneures manquent presque entièrement ; chez les Polyneures nous trouvons seulement quelques formes caractéristiques, comme *Limonia nubeculosa* et le genre *Petaurista*. On peut dire que les Orthorrhaphes brachycères man-

quent absolument ; seulement dans les familles des Empidides et des Dolichopodides on trouve quelque espèce notable ou par le nombre des individus (*Medetera truncorum*) ou par des exemples d'adaptation (*Lamposoma*) : ces formes se trouvent en tous cas dans les tribus inférieures de la famille. Dans l'énorme population des Cyclorrhaphes manquent absolument les Syrphides et les Muscaires supérieurs ; nous trouvons des représentants nombreux et typiques seulement chez les Hypocères (Phorides) et chez les Holometopes. Ce dernier groupe, qui embrasse les formes ancestrales de toutes les Muscaires, est celui qui compte les espèces les plus nombreuses et typiques ; les Cypselides et les Heleomyzides sont les familles les plus caractéristiques, qui supplantent même les Eucephales.

Nous ajouterons qu'il paraît que les Fungivorides cavernicoles sont assez abondants en Australie, et que le genre *Odontopoda* de la même famille, qui a une espèce cavernicole dans l'Amérique du Nord, se trouve représenté en Europe par deux espèces fossiles dans l'ambre de la Baltique (*Proanaclinia gibbosa* et *Giebeli* Meunier 1904).

De tous ces faits on peut conclure que la diptérofaune (accidentelle ou non) des cavernes est d'origine géologiquement ancienne ou du moins qu'elle n'est pas aussi récente qu'on pourrait croire.

Mais alors une question se pose naturellement : si l'origine est ancienne, comment expliquer que chez les Diptères manquent les adaptations que nous voyons si fréquents chez les autres arthropodes cavernicoles ?

Je vais insister sur ce point, car j'ai nié moi-même (BEZZI, 1907, p. 177) l'existence chez les Diptères de caractères d'adaptation à la vie souterraine. Je crois maintenant en voir des exemples dans certains faits, que je vais énumérer ici.

1° Les Diptères constituent un ordre d'insectes où la faculté du vol a atteint la plus grande puissance, même en tenant compte de la réduction du nombre des ailes ; cette faculté est le principal moyen de domination et l'ordre des Diptères est

maintenant un des groupes dominants parmi les animaux terrestres. Nous trouvons néanmoins dans beaucoup de familles des espèces qui ont les ailes vestigiales et même avortées, en raison de leur vie parasitaire ou cachée ou contrainte à se passer dans des endroits venteux, etc.

Or, il est remarquable qu'on n'a pas encore trouvé dans les grottes des Diptères dépourvus d'ailes. Parmi les genres aptères ou semi-aptères assez nombreux qui mènent une vie cachée et presque souterraine, comme *Chionea*, *Epidapus*, *Myrmecomorpha*, *Apterina*, *Aptilotus*, etc., seulement le premier a été recueilli une fois dans une grotte des Baléares. Beaucoup de Phorides qui vivent dans les fourmilières ou les termitières ont perdu les ailes, tandis que la *Phora aptina* les conserve encore.

Mais on peut constater que la faculté du vol est très réduite chez certains Diptères des cavernes. SCHLINER (1864, p. 340) dit de sa *Phora aptina* : « Die Fliegen waren auf keine Weise zum Fliegen zu bewegen, rannten aber ausserordentlich schnell davon » ; et le nom choisi par lui fait allusion à ce fait. Et ALDRICH (1896, p. 190) de sa *Limosina tenebrarum* : « The insects leap a few inches, rather than fly, when disturbed ». Et SCHMITZ (1909, p. 72) dit à propos des Diptères des grottes en général : « Netz oder Fangschere zum Erbeuten der Dipteren sind überflüssig, da diese sehr träge sind und sich ihrer Flügel kaum bedienen ».

Dans certaines espèces, surtout dans celles physogastres, les ailes sont distinctement raccourcies, comme on voit chez *Phora aptina* et *Limosina Racovitzai*.

Tout cela peut bien être une preuve d'adaptation spéciale, et peut servir à classer certaines formes parmi les troglobies, plutôt que parmi les troglaphiles. Je ne me dissimule pas néanmoins que ce fait est en contradiction avec ceux qui peuvent servir à montrer que la diptérofaune cavernicole est ancienne.

2° Chez beaucoup d'insectes troglobies les yeux ont disparu, et pour cause ; on n'a pas trouvé dans les cavernes de Diptères aveugles.



Néanmoins on remarque une notable réduction des yeux chez certains Heleomyzides, comme *Gymnomus troglodytes*, *Æcothea* et *Eccoptomera*.

3<sup>o</sup> Nous pouvons trouver un signe d'adaptation dans la prolongation des antennes ou des pattes, comme on observe chez d'autres cavernicoles véritables troglaphiles ou troglobies. Le genre *Macrocera* dont la larve vit dans les cavernes, présente les antennes et les pattes fortement allongées ; il est vrai que chez le genre *Polylepta* de la même famille et qui a des habitudes analogues, on ne remarque pas ce caractère. Chez les Heleomyzides à yeux réduits que nous avons mentionnés plus haut le chète antennaire est fortement allongé, et chez les Cypseliides on remarque un fait analogue.

4<sup>o</sup> Je crois qu'un fait d'adaptation aussi est le renflement de l'abdomen que nous observons chez les espèces que nous pouvons considérer comme troglobies. Chez *Lycoria Absoloni*, on remarque déjà l'ébauche de ce caractère et chez *Gymnomus troglodytes* il paraît, d'après la description, qu'on observe quelque chose d'analogue chez la femelle (RÖDER, 1897, p. 5).

Mais ce caractère prend la plus grande importance chez la femelle de *Phora aptina* et chez les deux Limosines troglobies que je décrirai plus loin. Dans ces formes la membrane abdominale est fortement distendue, blanchâtre ; les tergites et les sternites chitineux sont isolés et fort petits. Cette enflure de l'abdomen fait paraître les ailes encore plus raccourcies, et on comprend aisément pourquoi ces insectes ne peuvent pas voler.

Peut-être ce fait peut être rapproché de la physogastrie de certains Phorides termitophiles si bien décrits par WASMANN (1900 et 1902) ; chez d'autres Phorides myrmecophiles décrits par WANDOLLECK (1898) et par BRUES (1901 et 1902) nous trouvons aussi les sclérites abdominaux fort réduits. Chez *Termitoxenia* les tergites chitineux manquent tout à fait et sa physogastrie exceptionnelle est en relation avec le mode particulier de reproduction et les œufs gigantesques qu'elle

pond. Des observations dans ce sens chez nos Diptères cavernicoles physogastres seraient fort intéressantes.

5<sup>o</sup> Un des caractères du cavernicole idéal serait selon RACOVITZA (1907, p. 426) la dépigmentation, soit la disparition des pigments soumis à l'influence de la lumière.

Ce fait paraît manquer chez les Diptères. Néanmoins nous pouvons voir quelque chose de semblable dans les *Lycoria*, les *Phora* et les *Limosina* dont l'abdomen est presque entièrement décoloré et les sclérites dorsaux noirâtres sont fort réduits.

Les larves tisseuses transparentes et cristallines des Fungivorides des cavernes nous donnent peut-être un autre exemple ; mais les larves en général sont déjà décolorées, car elles vivent très souvent dans l'obscurité.

A propos de ces faits, on peut rappeler ici que les expériences instituées par PAYNE (1910, p. 188) sur l'influence de l'obscurité sur la *Drosophila melanogaster* (qu'il appelle à tort *ampelophora*), n'ont pas donné après presque 50 générations des résultats appréciables. On observe seulement, et déjà après la dixième génération, que la rapidité de réaction photopositive est diminuée.

6<sup>o</sup> Les vrais cavernicoles habitent toujours dans les grottes et s'y trouvent à tous les états de croissance ; leur reproduction a lieu sans périodicité régulière.

Nous trouvons chez les Diptères des exemples d'espèces qui n'ont pas été trouvées en dehors, comme *Phora aptina*, *Gymnomus troglodytes*, *Limosina Racovitzai*, etc.

Les larves et les nymphes ou les pupaires de certaines familles sont fréquentes dans les grottes, comme celles de Lycoriides, Tendipédides, Limoniides, Phorides et Héléomyzides. Un des exemples plus intéressants est donné par les larves tisseuses des genres *Macrocera* et *Polylepta* de la famille des Fungivorides après les observations de ENSLIN (1906) et de SCHMITZ (1909).

Nous trouvons dans toutes les saisons, même en hiver, des exemplaires venant d'éclore et qui démontrent que la vie de

ces espèces n'est pas sujette à des interruptions régulières. Ce fait est un moyen pour distinguer les espèces qui vont dans les grottes pour hiverner, de celles qui sont de vrais hôtes des cavernes.

7<sup>o</sup> On a observé quelquefois que dans les grottes qui n'ont pas de communication directe avec l'extérieur, les Diptères manquent, bien qu'il s'y trouve d'autres insectes. Cela est en relation avec le fait mentionné plus haut que dans les grottes manquent généralement les formes aptères de Diptères qui habitent sous les pierres et dans les fentes. On voit, de là, que les Diptères cavernicoles sont entrés par les entrées des grottes et non pas par les fentes comme est le cas pour d'autres insectes. Néanmoins nous pouvons rappeler le fait observé par le professeur LANGHOFFER (chez RÖDER, 1897, p. 3) que dans la grotte de Samograd en Croatie, nouvellement ouverte, il a trouvé le *Gymnomus troglodytes*.

Au contraire nous observons que dans les grottes artificielles et récentes, où manquent de vrais troglobies, se trouvent déjà fréquents les Diptères trogloxènes et même troglaphiles, fait qui montre à mon avis que les rares Diptères troglobies sont dérivés directement de ces derniers, et non pas des espèces lucifuges superficielles.

8<sup>o</sup> Je remarquerai enfin que parmi les Diptères jusqu'à présent trouvés dans les grottes s'observent des relations systématiques et d'affinité, qui ne peuvent pas être seulement occasionnelles.

Tandis que beaucoup des plus grandes familles de Diptères ne donnent pas même un seul représentant à la faune des cavernes, nous trouvons que la grande masse des espèces appartient en grande partie aux 5 familles suivantes : *Lycoriidae*, *Fungivoridae*, *Phoridae*, *Cypselidae* et *Heleomyzidae*. Et les espèces troglaphiles ou vraiment troglobies appartiennent presque sans exception exclusivement à ces 5 familles.

Dans chaque famille, seulement certains groupes montrent une prédilection pour la vie souterraine. Ainsi dans la grande famille des Fungivorides, entre les 67 genres que compte la

tribu des Fungivorines, seulement trois genres bien voisins entre eux (*Rhymosia*, *Allodia* et *Exechia*) donnent des espèces vivant dans les grottes d'Europe, d'Amérique et d'Australie. Dans la famille des Empidides seulement le groupe *Atalanti-nae* est bien représenté. Dans la famille des Héléomyzides les formes cavernicoles sont restreintes au groupe des *Heleomyzinae* ; dans cette même famille le genre *Heleomyza* compte de nombreuses espèces, mais celles qui se trouvent dans les grottes d'Europe et d'Amérique appartiennent seul à deux groupes bien distincts.

Il me paraît donc que tous ces faits nous autorisent à dire qu'il y a des Diptères cavernicoles, bien que presque tous les auteurs l'aient jusqu'à présent dénié, tout en avançant diverses raisons pour expliquer la présence si commune des Diptères dans les cavernes. Nous pouvons citer ici en abrégé ces diverses opinions.

SCHLÖDTE (1849, p. 35) place les Diptères, qu'il appelle avec Fabricius Antliata, parmi ses « Skygge-Dyr » ou animaux de l'ombre, qui se trouvent seulement près de l'entrée des cavernes et ne vont pas dans l'intérieur. Les Diptères sont même l'unique exemple qu'il cite de cette catégorie, et un peu plus loin (p. 7) il cite comme rentrant dans cette catégorie les genres *Sciara*, *Psychoda*, *Phora*, *Heieromyza* et *Sapromyza*. Mais il reconnaît lui-même (p. 7) qu'il y a des espèces qui se trouvent aussi dans l'intérieur des grottes, tout en disant qu'elles proviennent de l'entrée, comme une *Phora*, une *Heteromyza* et une *Chiromyia* (*Sapromyza*).

SCHINER (1854, p. 239) aussi laisse les Diptères parmi les hôtes occasionnels, tout en admettant que quelques formes puissent être classées tout au plus parmi les troglophiles.

BÉDEL et SIMON (1875, p. 68) disent explicitement : « L'ordre des Diptères ne renferme peut-être aucun type exclusivement cavernicole ». Cependant, ils font exception pour la *Phora aptina* « qui semble n'avoir encore été rencontrée que dans l'intérieur de la grotte d'Adelsberg, courant avec une grande

rapidité sur les stalactites, mais ne se servant jamais de ses ailes quand on la poursuit ».

JOSEPH (1882, p. 233), qui a proposé une classification topographique des habitants des grottes, paraît considérer les Diptères comme hôtes occasionnels, car dans son énumération (1882, p. 49) il comprend seulement le *Gymnomus troglodytes*.

RÖDER (1891, p. 346) est aussi d'avis que, s'il se peut que parmi les Diptères des grottes à stalactites de la Carniole il y ait quelque espèce vraiment cavernicole, toutes les autres ne le sont pas. Il dit même : « Ich vermuthe, dass alle diese Arten nur Schutz gegen Witterung in den Höhlen gesucht haben ». Mais à cette assertion on peut objecter que, si les Diptères cherchent dans les grottes un abri, comment se fait-il qu'on ne trouve dans celles-ci que des représentants de certaines familles ? Pourquoi plusieurs familles, qui aiment aussi les lieux obscurs et cachés, ne se trouvent jamais dans les grottes ? Dans un autre travail (1897, p. 3), il admet pourtant que *Gymnomus troglodytes* est un vrai « Höhleninsect ».

MIK (1892 p. 120 et 1892 a, p. 181) est du même avis que l'auteur précédent, seulement il ajoute que certaines familles (Héléomyzides et Cypselides) vont chercher dans les grottes les excréments des chauves-souris, comme ils les cherchent dans les tanières d'autres animaux ; il dit que les Culicides y vont pour se reposer ou chercher la nourriture. Cependant il reconnaît deux faits importants, que certaines espèces extraordinairement rares à l'extérieur se trouvent en général plus facilement dans les grottes et que certaines espèces des cavernes s'y développent aussi pendant l'hiver.

HAMANN (1896, p. 143) reconnaît seulement la *Phora aptina* comme vraie « Höhlenfliege » parmi tous les autres Diptères ; il dit : « Die übrigen in Höhlen gefundenen Dipteren sind nur zufällige Höhlenbewohner ». Il paraît pourtant même qu'il n'est pas très familiarisé avec les Diptères, car il comprend dans son énumération des Lépidoptères (*Larentia*) et des Ephe-meroptères (*Baetis*).

VIRÈ (1900, p. 27) dit : « Les Diptères se trouvent un peu partout, mais presque uniquement dans les grottes où les chauves-souris vivent en grand nombre. (p. 28). Bien que l'on trouve parfois leurs larves dans le guano produit par les excréments de ces animaux, nous ne les considérons pas comme cavernicoles vrais. Ces animaux disparaissent en effet avec les chauves-souris, et lorsque celles-ci ont quitté un point (Padirac) on *ne trouve plus*, l'année suivante, de larves de Diptères dans les excréments anciens. » Comme la plupart des Diptères vraiment cavernicoles appartiennent à la faune du guano, l'auteur vient ainsi à exclure ces insectes du domaine souterrain. Mais je crois que cette objection n'a pas de valeur, car cela revient à dire que certains Coléoptères troglobies ne sont pas cavernicoles car ils se nourrissent de matières provenant de l'extérieur. Si nous enlevons d'une grotte la nourriture quelle qu'elle soit, il n'y a pas de vie possible pour aucun cavernicole, occasionnel ou non. En outre SCHMITZ (1909, p. 72 et 86) a montré que les mangeurs de guano peuvent aussi s'adapter à d'autres nourritures.

BEZZI (1903, p. 9 et 14) énumère les Diptères connus des grottes, en les partageant en espèces exclusivement cavernicoles, en espèces caractéristiques et en espèces occasionnelles. Ces dernières sont les plus nombreuses et l'auteur tend à admettre que toutes sont dans le même cas. Dans un travail ultérieur (1907, p. 177) il dit explicitement : « ... i ditteri poco o punto si sono adattati alla vita sotterranea... Le otto specie tipiche da me ricordate presentano quasi niente di quelle specialità che dimostrano un adattamento completo alla vita spelea ». J'ai exposé plus haut les faits qui maintenant m'ont induit à changer d'opinion.

ENSLIN (1906, p. 301 et suiv.) fait la critique de la classification de Schiner et partage les Cavernicoles en deux groupes : Höhlentiere et Höhlenflüchter. Les premiers habitent l'intérieur des grottes, s'y reproduisent et y passent donc toute la vie. Les seconds sont seulement des visiteurs de grottes, et

s'y trouvent seulement dans certains états de développement ou dans certaines saisons de l'année. A la page 309, il dit que les Diptères appartiennent aux deux catégories.

RACOVITZA (1907, p. 442), dit : « Les Diptères sont très fréquents dans les grottes, surtout dans celles qui contiennent des excréments de chauves-souris, seulement ce ne sont pas des formes spéciales, et leur adaptation à la vie cavernicole ne paraît pas très avancée ». Mais il fait aussi exception pour les Phorides, et cite le frappant contraste avec les remarquables adaptations qui présentent les Diptères myrmecophiles et termitophiles.

Enfin SCHMITZ (1909, p. 66 et suiv.) admet que s'il y a peu de Diptères vraiment cavernicoles, il y a beaucoup d'espèces caractéristiques de la faune des grottes et observe avec raison qu'on doit faire la distinction entre les espèces qui se trouvent dans les grottes seulement occasionnellement et les « Arten, die mit einer gewissen Gesetzmässigkeit Grotten aufsuchen, wenngleich sie auch ausserhalb derselben angetroffen werden ». Il dit que ces dernières sont importantes, car « sie immer und immer wieder in den verschiedensten Ländern in H'hlen gefunden werden und somit eine ausgeprägte Vorliebe für das H'hlenleben verraten. Diese Vorliebe ist zum mindestens eine auffallende biologische Eigentümlichkeit der betreffenden Tiere, die für sich allein, auch wenn sie nicht mit morphologischen Anpassungserscheinungen gepaart geht, die Aufstellung einer besonderen biologischen Gruppe rechtfertigen dürfte. » L'auteur propose le terme de Hemitroglophiles pour ces dernières espèces.

Après avoir exposé toutes ces diverses opinions, je crois que pour se prononcer en connaissance de cause il faut examiner les faits. Nos connaissances à ce sujet sont fort peu avancées ; mais je pense que le tableau de la page suivante peut servir à donner une idée exacte de la question.

Il faut noter que dans ce tableau le signe + est affirmatif et le signe — négatif. Le tableau comprend aussi les espèces comprises dans le présent travail. Les espèces marquées d'un astérisque ont été trouvées en nombre dans les grottes.





[illegible]

ESÈCES	Nombre des rencontres	Avec les premiers stades	Non encore trouvée dehors	Rare dehors	Avec caractères d'adaptation	EUROPE											Amérique du Nord	Australie	
						(Crinée)	Karst, Dalmatie	Italie Septentrionale	Suisse	France	Wurtemberg	Havz	Allemagne septentrionale	Moravie	Hongrie	Hollande			Espagne
* <i>Culex pipiens</i> 38.....	18	—	—	—	—	..	+	..	+	+	+	+	..	+	..	+	..	+	..
— <i>annulatus</i> 39.....	1	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
DIXIDAE (1).....	(3)	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
<i>Dixa aestivalis</i> 40.....	3	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
PSYCHODIDAE (3).....	(46)	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
<i>Pericoma minuta</i> 41.....	1	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
<i>Psychoda phalaenoides</i> 42.....	14	—	—	—	—	..	+	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
<i>Phlebotomus Papatasi</i> 43.....	1	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
PHRYNIDAE (1).....	(1)	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
<i>Phryne fenestralis</i> 44.....	1	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
LIMONIIDAE (11).....	(46)	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
<i>Dicranomyia modesta</i> 45.....	1	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
<i>Limonia nigropunctata</i> 46.....	1	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
— <i>decemmaculata</i> 47.....	1	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
* — <i>nubeculosa</i> 48.....	23	—	—	+	—	..	+	+	..	+	..	..	+	..	..	+	..	..	..
— <i>tripunctata</i> 49.....	1	—	—	—	—	..	+	+	..	+	..	..	+	..	..	+	..	..	..
<i>Chionea araneoides</i> 50.....	1	—	—	—	—	..	+	+	..	+	..	..	+	..	..	+	..	..	..
<i>Dactylobasis symplectoides</i> 51.....	1	—	—	—	—	..	+	+	..	+	..	..	+	..	..	+	..	..	..
<i>Utonomorpha pilosella</i> 52.....	1	—	—	—	—	..	+	+	..	+	..	..	+	..	..	+	..	..	..
<i>Petaurista annulata</i> 53.....	4	—	—	—	—	..	+	+	..	+	..	..	+	..	..	+	..	..	..
— <i>maculipennis</i> 54.....	10	+	—	—	—	..	+	+	..	+	..	..	+	..	..	+	..	..	..

ESPECES	Nombre des rencontres	Avec les	Non encore	Rare	Avec caractères	
		premiers stades	trouvée dehors	déhors	d'adaptation	
Petariista regelationis 55.....	2	-	-	-	+	.
TIPULIDAE (2) .....	(2)	-	-	-	-	.
Pachyrhinia cornicina 56.....	1	-	-	-	-	.
" quadrifaria 57.....	1	-	-	-	-	.
RHAGIONIDAE (1).....	(1)	-	-	-	-	.
Rhagio tringarius 58.....	1	-	-	-	-	.
TABANIDAE (1).....	(1)	-	-	-	-	.
Tabanus sudeicus 59.....	1	-	-	-	-	.
EMPIDIDAE (4).....	(4)	-	-	-	-	.
Lamposoma cacticum 60.....	1	-	+	-	+	..
Atalanta barbatula 61.....	1	-	-	-	-	.
" pentissima 62.....	1	-	-	+	-	.
Drapetis flavipes 63.....	1	-	-	-	-	.
DOLICHOPODIDAE (3).....	(4)	-	-	-	-	.
Liaucalus virens 64.....	1	-	-	-	-	.
Hierostomus cretifer 65.....	1	-	+	-	-	.
* Medetera truncorum 66.....	2	-	-	-	-	.
PHORIDAE (5).....	(45)	-	-	-	-	.
* Phora apina 67.....	24	+	-	-	+	..
" pusilla 68.....	1	-	-	-	-	.
Hypocera flavimana 69.....	3	-	-	-	-	.



ESPÈCES	Nombre des rencontres	Avec les premiers stades	Non encore trouvée dehors	Rare dehors	Avec caractères d'adaptation	EUROPE											Algérie	Amérique du Nord	Australie
						Crinée	Karst, Dalmatie	Italie septentrionale	Suisse	France	Wurtemberg	Harz	Allemagne septentrionale	Moravie	Hongrie	Hollande	Espagne		
<i>Limosina pusio</i> 88	2	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
<i>simpliciana</i> 89	1	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
<i>caenosa</i> 90	1	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
<i>coarctata</i> 91	1	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
<i>Racovitzi</i> 92	2	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
<i>tenebrarum</i> 93	7	—	++	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
<i>Jeanneli</i> 94	2	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
<i>stygia</i> 95	1	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
DRYOMYZIDAE (1)	(2)	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
<i>Neuroctena anilis</i> 96	2	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
HELEOMYZIDAE (18)	(30)	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
* <i>Scoliocentra villosa</i> 97	1	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
<i>Eccothonera longiseta</i> 98	1	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
<i>pallensens</i> 99	5	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
<i>excisa</i> 100	1	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
<i>emarginata</i> 101	1	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
<i>Oeciothea fenestralis</i> 102	5	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
<i>praeceps</i> 103	6	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
<i>Helomyza spectabilis</i> 104	2	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
<i>caesia</i> 105	3	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
<i>depressa</i> 106	6	—	—	—	—	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..



De ce tableau il résulte qu'on a trouvé dans les grottes les représentants de 26 familles de Diptères, mais on voit aussi que la plupart donnent seulement des hôtes occasionnels. Il est instructif de considérer le petit tableau suivant, qui donne pour les principales familles, dans la première colonne le % des espèces et dans le deuxième le % des rencontres.

	% espèces	% rencontre
1. <i>Lycoriidae</i> .....	7,37	10,66
2. <i>Fungivoridae</i> .....	18,03	13,11
3. <i>Limoniidae</i> .....	11,00	10,22
4. <i>Phoridae</i> .....	4,09	10,00
5. <i>Cypselidae</i> .....	15,57	10,66
6. <i>Heleomyzidae</i> .....	14,75	28,88
7. <i>Culicidae</i> .....	1,63	4,22
8. <i>Psychodidae</i> .....	2,45	3,55

La famille des Héléomyzides est donc la plus caractéristique, car si elle est inférieure en nombre d'espèces aux Fungivorides et aux Cypselides, elle est beaucoup supérieure à toutes en nombre de rencontres. Les Lycoriides et les Phorides, bien qu'avec peu d'espèces, sont assez riches en nombre de rencontres, comme nous le voyons tout de suite en les comparant avec les familles occasionnelles des Culicides et des Psychodides.

La famille des Limoniides n'est pas caractéristique; elle doit son pourcentage assez élevé seulement au *Limonia nubeculosa* (avec 23 rencontres) et aux trois espèces de *Petaurista* avec 16 rencontres. Toutes les autres familles sont évidemment occasionnelles. Il faut tout de même faire exception pour les Empidides qui comptent une espèce peut-être troglobie, et pour les Tendipédides, dont on trouve fréquemment les larves dans les eaux souterraines.

ÉNUMÉRATION DES ESPÈCES  
**ORTHORRHAPHA NEMATOCERA**

**Lycoriidae** (Sciaridae).

Les Diptères de cette famille se rencontrent très fréquemment dans les grottes ; mais malheureusement les espèces ne sont pas faciles à déterminer. Cette difficulté dérive en grande partie du fait que WINNERTZ (1867) dans sa monographie de la famille, qui est pourtant encore la principale source d'information, a donné trop d'importance à des caractères qui sont ou trop difficiles à saisir avec précision ou trop sujets à variation. Ces défauts ont été mis au jour par MIK et VON RÖDER ; mais c'est surtout à RÜBSAAMEN que revient le mérite d'avoir employé des caractères bien précis.

Ces Diptères à l'état parfait se rencontrent souvent dans les lieux humides et ombragés ; leur délicatesse leur fait aimer l'aire tranquille et les lieux abrités. Il n'est donc pas étrange s'il se rencontrent souvent dans les caves et dans les cavernes. Les larves sont assez bien connues ; elles vivent dans les matières végétales en décomposition ; SCHMITZ (1909) en a rencontré dans les grottes de Maastricht.

Je donne ici l'énumération des espèces de cette famille qu'on a jusqu'à présent rencontré dans les grottes ; je fais abstraction de nombreuses formes que nous trouvons indiquées sans dénomination spécifique par ALDRICH, BEZZI, HAMANN, PACKARD, SCHIÖDTE, SCHMITZ, etc., car elles ne peuvent servir qu'à indiquer l'extrême abondance de ces Diptères dans les grottes.

1. (?) *Trichosia splendens* Winn. Cette espèce est indiquée avec doute par BEZZI (1903, p. 10) du gouffre de Padirac et des Catacombes de Paris. Les exemplaires étaient fort mal conservés et je dois reconnaître que la détermination est fort douteuse.



2. *Lycoria analis* (Egg.). Rapportée de la grotte de Rëthels-  
tein dans la Styrie par GATTERER et ULRICH, comme l'indique  
FRIES (1874, p. 142).

3. *Lycoria annulata* (Meig.). M. SCHMITZ (1909, p. 74) la  
signale de la grotte de Louwberg en Hollande où il l'a rencon-  
trée pendant les mois de janvier et d'avril jusqu'à septembre ;  
il a trouvé aussi les larves dans la même grotte sur des carottes.

4. *Lycoria flavipes* (Meig.). M. ABSOLON l'a trouvée en Moravie  
dans le gouffre de Macocha et dans la grotte d'Houper en  
août ; voir BEZZI (1907, p. 179).

5. *Lycoria inconstans* (Fitch). COQUILLETT (1897, p. 385),  
dit qu'on la trouvée dans la grotte du Mammoth, Amérique  
du Nord, sur des pommes pourries.

6. *Lycoria nitens* (Winn.) VON RÖDER (1891, p. 346) la  
signale dans la nouvelle Baumannshöhle, Harz, Allemagne,  
au mois de septembre.

7. *Lycoria quinquelineata* (Macq.) Le Dr SPEISER (1910,  
p. 68) dit que cette espèce a été trouvée dans des galeries sou-  
terraines à Palmnicken.

Il va sans dire que toutes ces espèces sont des troglouxènes ;  
néanmoins je crois que le n° 3 peut se ranger parmi les troglo-  
philes.

Dans la collection Biospeologica se trouvent un grand nombre  
d'exemplaires qui appartiennent aux trois espèces suivantes ;  
il faut faire remarquer que ces 3 espèces se trouvent simultanément  
dans les grottes de France, Espagne et Algérie.

#### 1. *Lycoria annulata* (Meig.) subsp. *Absoloni* nov. subsp.

Les nombreux exemplaires de la collection correspondent  
assez bien aux descriptions que WINNERTZ (1867, p. 44)  
SCHINER (1864, p. 420) et GRZEGORZEK (1885, p. 56) donnent  
de cette espèce ; la membrane blanche entre les sclérites  
brunâtres de l'abdomen donne à celui-ci l'apparence de l'annu-  
lation dont MEIGEN a tiré le nom spécifique. Mais ils en diffè-

rent par plusieurs caractères qui permettent de les distinguer comme une variété ou une sous-espèce que je décrirai plus bas sous le nom de *Absoloni*, en l'honneur de M. le Docteur CARL ABSOLON qui a récolté beaucoup de Diptères dans les grottes de la Moravie et des Balcons. Avec les tableaux dichotomiques des auteurs cités plus haut on tomberait aussi sur *L. bicolor*, en tenant compte de la coloration claire de l'abdomen; mais cette espèce est bien plus grande, les appendices génitaux du mâle sont plus gros et la première nervure longitudinale de l'aile aboutit dans la côte bien plus avant de la base de la fourche.

*Département de l'Ariège (France).* — Grotte de l'Herm, à l'Herm, cant. de Foix, 30 septembre 1905, n° 94, 1 ind. ♀.

Grotte de Lombrive ou des Echelles, à Ussat, cant. de Tarascon-sur-Ariège, 19 août 1906, n° 155 a, 2 ind. ♂ ♀.

Grotte de Capètes, à Freychenet, cant. de Foix, 15 mai 1908, n° 218 a, une larve.

Grotte de Malarnaud, à Montseron, cant. de Labastide-de-Sérou, 13 septembre 1909, n° 292, 2 ind. ♂.

Ruisseau souterrain d'Aulegnac, à Les-Bordes-sur-Lez, cant. de Castillon, 16 septembre 1909, n° 296, 1 ind. ♀.

Grotte d'Aubert, à Moulis, cant. de Saint-Girons, 16 septembre 1909, n° 297, 2 ind. ♂.

*Département de l'Aude (France).* — Grotte de l'Homme mort, à Rivel, cant. de Chalabre, 23 août 1906, n° 161 a, 1 ind. ♀.

*Département des Basses-Pyrénées (France).* — Grotte des Eaux-Chaudes, aux Eaux-Chaudes, cant. de Laruns, 4 septembre 1905, n° 61, 1 ind. ♀.

Grotte de l'Oueil du Néez ou de Rebenacq, à Rebenacq, cant. d'Arudy, 7 septembre 1905, n° 79 d, 1 ind. ♀.

Grotte de Khakhouéta, à Sainte-Engrâce, cant. de Tardets-Sorholus, 14 août 1908, n° 235 a, 1 ind. ♀.

*Département du Gard (France).* — Grotte de l'Hermitage, à Collias, cant. de Remoulins, 1 septembre 1909, n° 287 a, 1 ind. ♀.

*Département de la Haute-Garonne (France).* — Grotte de Mar-

soulas, à Marsoulas, cant. de Salies-du-Salat, 12 août 1906, n° 151 b, 1 ind. ♀.

Grotte du Mont de Chac, à Saleich, cant. de Salies-du-Salat, 13 août 1906, n° 152, 1 ind. ♀.

*Département des Hautes-Pyrénées (France).* — Grande grotte du Tunnel de Camous, à Sarrancolin, cant. d'Arreau, 6 août 1905, n° 25, 2 larves.

*Département du Jura (France).* — Grotte de Baume-les-Messieurs, à Baume-les-Messieurs, cant. de Voiteur, 28 septembre 1907, n° 195, 1 ind. ♂.

*Département des Pyrénées-Orientales (France).* — Grotte de Can Pey, à Arles-sur-Tech, cant. d'Arles-sur-Tech, 12 avril 1906, n° 145, 1 ind. ♀.

Grotte de Sainte-Madeleine, à Saint-Paul-de-Fenouillet, cant. de Saint-Paul-de-Fenouillet, 18 juin 1909, n° 271 c, 1 ind. ♀.

*Département de l'Yonne (France).* — Grotte d'Arcy-sur-Cure, à Arcy-sur-Cure, cant. de Vermenton, 16 septembre 1907, n° 193 a, 1 ind. ♀.

Grotte des Fées, à Arcy-sur-Cure, cant. de Vermenton, 16 septembre 1907, n° 194 a, 1 larve.

*Provincia de Huesca (Espagne).* — Cueva de abajo de los Glocos, à Fanlo, partido de Boltaña, 19 et 20 août 1905, n° 45 a, 2 ind. ♀.

*Provincia de Oviedo (Espagne).* — Cueva de la Loja, à Buelles, part. de Llanes, 17 août 1909, n° 314, 1 larve.

*Province d'Alger (Algérie).* — Rharr Ifri, au Djebel Bou-Zegza, comm. de Saint-Pierre-Saint-Paul, 12 septembre 1906, n° 168 e, 1 ind. ♀ et n° 168, 1 larve.

Ifri Khalona, au Djebel-Heidzer, comm. de Dra-el-Mizan, 26 septembre 1906, n° 171, 1 ind. ♀.

Ifri Samedane, à Aït-Abd-el-Ali, comm. de Djurjura, 24 septembre 1906, n° 173 a, 1 ind. ♀.

*Province de Constantine (Algérie).* — Rharr-el-Djemaa, au Djebel Taya, comm. d'Aïn Amara, 24 octobre 1906, n° 183 a, 1 ind. ♀.

Distribution géographique. — J'ai donné plus haut au n° 3 la distribution hypogée; je donne ici la distribution épigée: Allemagne, Russie, Angleterre, Autriche, Hollande, Hongrie, Bosnie, Dalmatie. L'espèce est donc nouvelle pour les faunes de l'Espagne et de l'Algérie.

Description. — Tous les exemplaires examinés se ressemblent très bien entre eux, et même avec ceux que M. ABSOLON a recueillis dans les grottes des Balcons; ils forment une variété ou mieux une sous-espèce que j'appelle

**L. a. Absoloni nov. subsp.**

Palpes toujours d'une fauve blanchâtre; abdomen chez la ♀ presque toujours jaunâtre; antennes du ♂ pas plus longues que les  $\frac{2}{3}$  de la longueur du corps; chez le ♂ la première nervure longitudinale ( $R^1$ ) aboutit avant la base de la fourche de la quatrième (Media). Long. du corps mm. 2,7-3.

Tête et thorax noirs; abdomen jaunâtre, les tergites plus ou moins rembrunis, la membrane d'un blanc sale. Palpes jaunes,

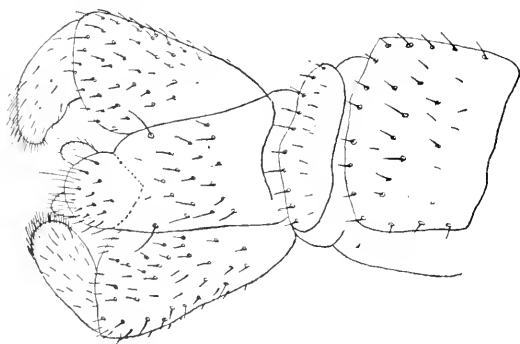


FIG. 1. *Lycoria Absoloni* n. subsp. Extrémité de l'abdomen ♂, face dorsale  $\times 85$ .

quelquefois un peu rembruni chez la ♀. Antennes noirâtres, aussi longues que les  $\frac{2}{3}$  de la longueur du corps, chez le ♂ à peine un peu plus longues; les articles sont presque tous de longueur

égale, le dernier est conique, avec deux petites soies apicales.

Thorax avec des poils assez longs, noirâtres, ceux de la série dorso-centrale bien développés, presque en forme de soies; écusson poilu, avec deux soies apicales dressées au milieu. Balan-

ciers blanchâtres, quelquefois un peu rembrunis chez la ♀. Poils des tergites et des sternites de l'abdomen assez développés, tous de couleur noirâtre.

L'appareil génital du ♂ (fig. 1 et 2) est bien développé, mais

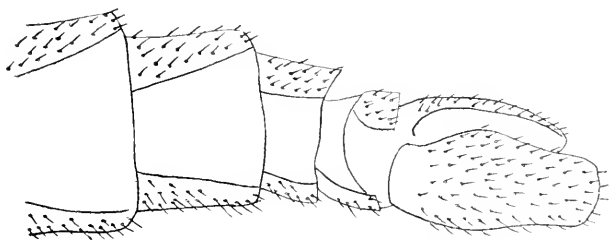


FIG. 2. *Lycoria Absoloni* n. subsp. Extrémité de l'abdomen ♂, face externe  $\times 85$ .

de grandeur moyenne ; sa coloration est noirâtre, plus foncée que celle de l'abdomen ; il est assez poilu. Lobe médian allongé, poilu au milieu et avec un poil plus long de chaque côté ; le lobe apical est longuement cilié à l'extrémité ; segments basaux de la pince gros, presque coniques, sétuleux ; segments apicaux obtus à l'extrémité et densément mais brièvement ciliés à l'extrémité.

Abdomen de la femelle (fig. 3) graduellement aminci à l'extré-

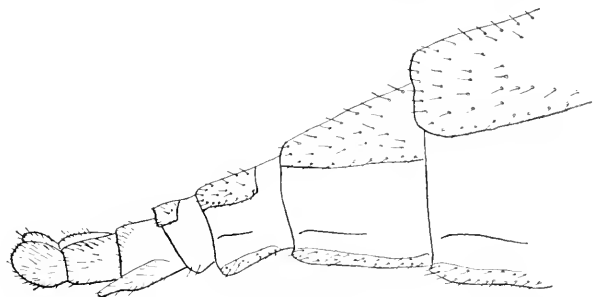


FIG. 3. *Lycoria Absoloni* n. subsp. Extrémité de l'abdomen ♀, face externe  $\times 85$ .

mité ; pointe inférieure du dernier segment assez prolongée, poilue ; lamelles antérieures presque carrées, un peu plus longues que larges ; lamelles postérieures de la même longueur que les antérieures, régulièrement ovales, poilues.

Pattes d'un jaune clair avec les tarses rembrunis à l'extrémité : chez la ♀ elles sont souvent plus ou moins rembrunies, surtout celles de la dernière paire ; éperons des tibias pas très forts ; protarse de la dernière paire aussi long que les autres articles pris ensemble ; ongles simples ; pas de pelotes visibles.

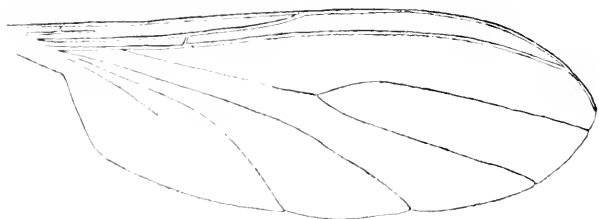


FIG. 4. *Lygeoria Absoloni* n. subsp. Aile ♂ × 27.

Ailes claires, microscopiquement pubescentes, quelquefois un peu rembrunies chez la ♀ ; bord postérieur assez longuement cilié, surtout chez le ♂ ; nervures jaune ou brunâtre chez la ♀. Disposition des nervures comme sur les figures 4 et 5 ; les deux premières sont plus épaisses et microscopiquement sétuleuses ; subcosta assez peu développée, évanescente à l'extrémité. Très importante est la différence de longueur de la première

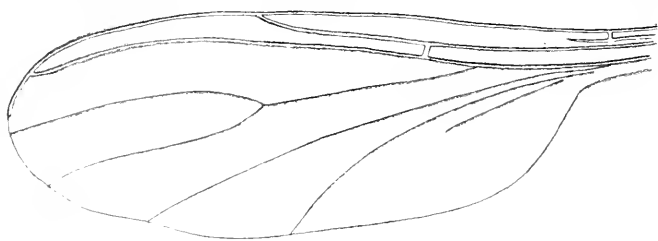


FIG. 5. *Lygeoria Absoloni* n. subsp. Aile ♀ × 27.

nervure longitudinale qui chez le ♂ finit en avant de la base de la fourche de la quatrième, tandis que chez la ♀ elle finit exactement contre la base de cette fourche. Nous trouvons dans ce fait, qu'on n'avait pas encore noté, une nouvelle raison pour rejeter le système de classification établi par WINNERTZ.

ETAT LARVAIRE. — Des larves, que je soupçonne appartenir

à cette espèce, ont été trouvées à plusieurs reprises dans des matières végétales en décomposition, comme on peut le voir dans l'énumération des grottes. Elles correspondent assez bien à la brève description donnée par M. SCHMITZ (1909, p. 75), mais se trouvent presque toutes en mauvais état de conservation. Longueur 6-8 mill. Corps blanc, assez gros, tantôt complètement opaque, tantôt assez transparent pour laisser voir le tube digestif; la segmentation n'est pas bien distincte. La tête est arrondie, d'un noir très foncé et luisant, les mâchoires, fortement dentées, sont moins foncées.

## 2. *Lycoria pallipes* (Fabr.).

*Département de l'Ardèche (France).* — Baoumo de Vogüé, à Vogüé, cant. de Villeneuve-de-Berg, 28 août 1909, n° 279, 1 ind. ♀.

*Département des Basses-Pyrénées (France).* — Grotte d'Izeste ou d'Arudy, à Arudy, cant. d'Arudy, 6 septembre 1905, n° 71 d, 2 ind. ♀, un tout frais d'éclosion.

*Département des Hautes-Pyrénées (France).* — Grotte de l'Ours, à Lortet, cant. de La Barthe-de-Neste, 2 août 1905, n° 16 b, 1 ind. ♂.

*Département du Lot (France).* — Gouffre de Padirac, à Padirac, cant. de Gramat, 4 novembre 1908, n° 245 c, 2 ind. ♀.

*Iles Baléares : cuevas del Drach, à Porto Christo, Manacor, Mallorca,* 26 avril 1905, n° 89, 1 ind. ♀.

*Provincia de Santander (Espagne).* — Cueva de Hornos de la Peña, à San Felice de Buelna, part. de Torrelavega, 11 août 1909, n° 320, 1 ind. ♂.

*Province de Constantine (Algérie).* — Rhar-el-Baz, près Ziama, comm. de Tababort, 11 octobre 1906, n° 180 b, avec une nymphe.

Rhar Ahdid, près Ziama, comm. de Tababort, 11 octobre 1906, 1 ind. ♂, 2 ind. ♀ et une nymphe.

Rhar-el-Djemaa, Djebel Taya, comm. d'Aïn Amara, 24 octobre 1906, n° 183, 1 ind. ♂.

Distribution géographique. — Cette espèce n'a pas encore été trouvée dans les grottes. Elle est connue du Danemark, de Russie, d'Angleterre, de Hollande, d'Allemagne et

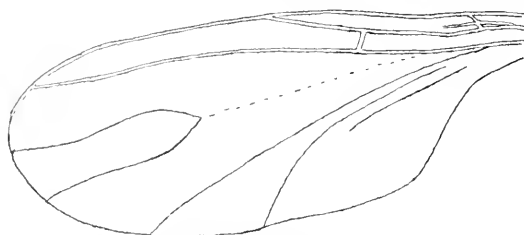


FIG. 6. *Lycoria pallipes* (Fabr.). Aile ♂ × 27.

d'Autriche. Elle est donc nouvelle pour l'Espagne et l'Algérie ; le colonel YERBURY (1901, p. 272) ne la cite pas des Iles Baléares.

La distribution hypogée de cette espèce est analogue à celle de l'espèce précédente, mais elle paraît être moins commune. Elle se développe aussi dans les grottes, car nous avons vu un exemplaire frais, avec les ailes encore enroulées, et des nymphes dans deux grottes de l'Algérie.

Description. — Les exemplaires étudiés correspondent assez bien aux descriptions de SCHINER (1864, p. 424) WINNERTZ (1867, p. 156) et GRZEGORZECK (1885, p. 78) ; mais ils sont tous plus grands et il semble que le forceps chez l'espèce de Schiner soit plus gros.

Long. 2,3-2,5 mill. Elle est bien semblable à la précédente ; son aspect, coloration du corps, palpes, antennes et balanciers sont bien les mêmes ; seulement elle est plus petite, les nervures alaires sont plus pâles et la première est beaucoup plus courte et s'arrête bien avant la base de la fourche. Pattes comme chez *annulata Absoloni*.

Ailes (fig. 6) hyalines et même toujours chez la ♀ ; pédoncule de la fourche incolore, presque invisible.

Appendices génitaux du ♂ (fig. 7) du même type que chez

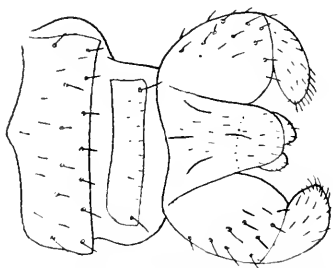


FIG. 7. *Lycoria pallipes* (Fabr.). Extrémité de l'abdomen ♂, face dorsale × 85.



l'espèce précédente, mais ils sont moins foncés et moins poilus ; les articles apicaux sont plus minces et moins ciliés à l'extrémité.

L'abdomen de la ♀ (fig. 8) est semblable, mais les lamelles terminales sont un peu plus courtes que les antérieures et plus arrondies.

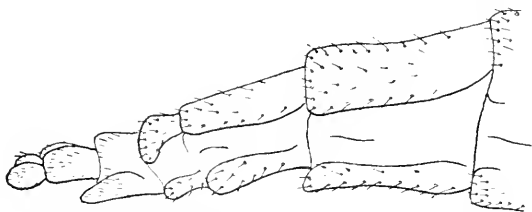


FIG. 8. *Lycoria pallipes* (Fabr.). Extrémité de l'abdomen ♀. face externe  $\times 85$ .

### 3. *Lycoria flavipes* (Meig.).

*Département de l'Ardèche (France)*. — Grotte du Château d'Ebbou, à Vallon, cant. de Vallon, 29 août 1909, n° 280, 1 ind. ♂.

*Département des Hautes-Pyrénées (France)*. — Antre ou grotte de Gargas, à Tibiran, cant. de Saint-Laurent-de-Neste, 30 juillet 1905, n° 3, 6 ind. ♀, 9 ind. ♂ et 18 nymphes dans le bois pourris.

*Provincia de Huesca (Espagne)*. — Cueva de abajo del Collarada ou cueva de las Guixas, à Villanua, part. de Jaca, 30 août 1905, n° 53 a, 1 ind. ♀.

*Province de Constantine (Algérie)*. — Rhar-el-Baz, près Ziamia, comm. de Tababort, 11 octobre 1906, n° 180 a, 1 ind. ♂.

*Distribution géographique*. — Presque toute l'Europe : Allemagne, France, Danemark, Russie, Angleterre, Suède, Autriche, Norvège, Hollande, Hongrie, Bosnie, Italie. Le Dr Absolon l'a trouvée dans les grottes de la Moravie.

Asie : Nouvelle-Zemble.

Amérique du Nord : Groenland.

Nouvelle pour l'Espagne et l'Algérie.

*Description*.

Cette espèce correspond aussi assez bien aux descriptions de SCHINER (1864, p. 424), WINNERTZ (1867, p. 133) et GRZE-

GORZECK (1885, p. 73) ; elle est fort répandue, surtout dans les contrées septentrionales ; elle se distingue par la coloration pâle de tout son corps. Les exemplaires étudiés sont tous plus petits que d'habitude.

Dans les grottes visitées, cette espèce présente la même distribution que les deux précédentes, mais elle est la plus rare de toutes ; elle aussi s'y développe, comme le démontrent les nombreuses nymphes trouvées dans le bois pourri dans la grotte de Gargas.

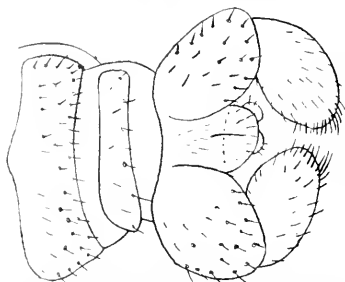


FIG. 9. *Lycoria flavipes* (Meig.). Extrémité de l'abdomen ♂, face dorsale  $\times 85$ .

La coloration jaune générale du corps suffit à distinguer cette espèce des deux précédentes.

Les appendices génitaux du ♂ (fig. 9) sont aussi caractéristiques, surtout par le segment apical de la pince qui est court et gros et peu cilié à l'extrémité.

### Fungivoridae (Mycetophilidae.)

Cette famille a la plus grande importance pour la faune spéologique, car elle contient plusieurs espèces caractéristiques et de nombreux représentants occasionnels.

Les insectes adultes vivent la plupart dans les bois et les endroits frais et ombragés ; ils sont très souvent lucifuges et obscuricoles ; on les rencontre, pendant les heures chaudes de la journée, réunis en masses dans les trous des rochers, sous les murailles, dans les creux des arbres, partout où il y a de l'obscurité. On comprend donc aisément que beaucoup d'espèces cherchent dans les grottes ces mêmes conditions favorables, et pourquoi quelques-unes soient devenues des hôtes réguliers des cavernes. Et nous trouvons en vérité beaucoup d'espèces de cette famille citées des grottes de l'Europe et de l'Amérique du Nord ; et M. SKUSE (1888, p. 1152) note la chose comme

fréquente chez les espèces de la Nouvelle Hollande, dont il n'a trouvé certaines que dans les grottes, quelques-unes même en grand nombre.

Les larves de cette famille sont très intéressantes et bien que quelques-unes soient connues dès les temps de RÉAUMUR, leur étude approfondie est tout à fait récente. Nous trouvons chez OSTEN-SACKEN (1886) une copieuse bibliographie et des notices sur diverses larves, qui ont été enrichies par F. LYNCH ARRI-BALZAGA (1892) et par NILS HOLMGREN (1907).

Les larves des fungivorides vivent surtout dans les champignons, comme l'indique leur nom, mais se rencontrent aussi dans d'autres matières en décomposition ; elles présentent des mœurs et des particularités très intéressantes ; beaucoup se filent un cocon, quelques-unes sont lumineuses et d'autres se couvrent de leurs propres excréments pour se protéger.

Mais le fait capital est dû aux découvertes de MM. ENSLIN et SCHMITZ, qui ont décrit les mœurs des espèces cavernicoles. M. ENSLIN (1906 a) a observé la larve de *Macrocera fasciata* (Meig.) dans plusieurs grottes et même dans les caves. Elle se tient sur les parois, où elle file une très subtile et luisante toile, semblable à celle d'une araignée ; il paraît que cette toile lui sert pour prendre les insectes dont elle se nourrit. Si le fait est vrai, ce serait un bel exemple d'adaptation à la nourriture animale de la part d'insectes qui se nourrissent seulement de matières végétales. On a trouvé des *Macrocera* à l'état adulte aussi dans les grottes d'Amérique et d'Australie ; et il est vraiment remarquable que ces Diptères présentent les longues antennes et les longues pattes comme certains troglobies véritables.

M. SCHMITZ (1909, p. 75) a observé la larve de *Polylepta leptogaster* Winn. Elle vit d'une façon très semblable dans les grottes de Maastricht, mais dans les endroits où l'obscurité n'est pas complète ; elle peut ainsi se nourrir d'algues et la toile lui sert seulement de défense contre les ennemis qui pourraient l'assaillir sur les parois.

La larve que GARMAN (1892) a décrit de la caverne du Mammoth, en l'attribuant probablement au genre *Lycoria* (*Sciara*), me paraît appartenir plutôt à ce groupe de larves tisseuses cavernicoles.

Je vais donner ici la liste des fungivorides jusqu'à présent trouvés dans les grottes, en les groupant selon la classification adoptée par M. JOHANSEN (1909) dans son excellent ouvrage.

#### A. BOLITOPHILINAE.

1. *Bolitophila cinerea* Meig. C'est une espèce très fréquente dans les grottes, où elle se rencontre pendant toute l'année. BEZZI (1903, p. 10) la cite de la grotte de Paiolive, France et (1907, p. 179) comme fréquente dans deux grottes de la Moravie, mois de juin et de septembre. GHIDINI (1906, p. 22) l'a trouvée dans la grotta del Mago, Suisse, dans le mois de décembre; SCHMITZ (1909, p. 75) dans plusieurs grottes de Maastricht, pendant presque toute l'année. Les pattes et les antennes de cette espèce aussi sont fort allongées, ce qu'on peut interpréter comme un caractère d'adaptation à la vie obscuricole.

#### B. CEROPLATINAE.

2. *Antriadophila petulans* Skuse. M. SKUSE (1888, p. 1187) dit qu'il a trouvé cette espèce « in great numbers in some caves not far from the sea-shore » à Mossmans Bay, près de Sydney, dans le mois de septembre.

3. *Heteropterna Macleayi* Skuse. Cette espèce aussi a été trouvée par M. SKUSE (1888, p. 1169) dans des grottes à Como et à Woronora, mois de septembre, en Australie.

4. *Ceroplatus tipuloides* Bosc. Cette espèce n'est pas certaine; elle est rapportée des grottes (?) par Schmidt au dire de FRIES (1874, p. 152).

5. *Platypura monticola* Skuse. Trouvée dans des grottes à Lawson, Blue Mountains et à Bowral, en Australie, mois de janvier. M. SKUSE (1888, p. 1179) dit : « Mr. Masters found this species inhabiting caves in thousands in both the above-mentioned widely separate localities; the caves at Lawson are very damp, and so overshadowed by precipitous rocks, that on the hottest

days in January the place is perfectly cool and gloomy, while those at Bowral are situated in a small dry gully altogether exposed to the sun. »

#### C. MACROCERINAE.

6. *Macrocera fasciata* Meig. M. ENSLIN (1906 et 1906 a, p. 310) a trouvé les larves de cette espèce dans la grotte Försterhöhle dans le Jura de Franconie et même dans des caves à Stuttgart. Il dit même (p. 311) qu'il a trouvé des larves indéterminées mais diverses dans d'autres grottes.

7. *Macrocera hirsuta* Loew. ALDRICH (1896, p. 186) rapporte cette espèce de la grotte de Truett, Indiana, Amérique du Nord ; l'individu fut pris au vol à 800 pieds de l'entrée, au mois de juillet.

8. *Macrocera decorosa* Skuse. M. SKUSE dit (1888, p. 1161) qu'elle a été trouvée dans des grottes en Australie ; du reste, elle se rencontre dans les maisons.

#### D. SCIOPHILINAE.

9. *Polylepta leptogaster* Winn. M. le baron V. von RÜDER (1891, p. 346) la donne de la grotte de Biels, dans l'Harz, mois de septembre ; M. SCHMITZ (1909, p. 75) dit qu'elle vit dans plusieurs grottes de Maastricht, où il a aussi trouvé la larve, mois de mai à septembre.

#### E. FUNGIVORINAE.

10. *Odontopoda Sayi* Aldr. M. le professeur ALDRICH (1896, p. 187) la cite de la grotte de Marengo, Indiana, Amérique du Nord ; l'unique individu fut trouvé sur un rocher, à 400 pieds de l'entrée. C'est un fait important que M. JOHANNSEN (1909, p. 70) a reconnu que le genre fossil *Proanaclinia* Meunier, avec deux espèces de l'ambre de la Baltique, est synonyme du genre *Odontopoda*.

11. *Rhymosia fenestralis* (Meig). Trouvée à plusieurs reprises dans les grottes ; FLORENTIN (1904, p. 177) la cite de la grotte de Sainte-Reine, France ; le prof. THALHAMMER (1899, p. 12) de la grotte de Pestere en Hongrie ; M. SCHMITZ (1909, p. 78) dit qu'elle est commune dans deux grottes de Maastricht, au

mois de janvier à septembre et ajoute : « Sie zeigt ausgesprochene Vorliebe für das Leben in Grotten. »

12. *Rhymosia fasciata* (Meig.) Trouvée par M. SCHMITZ (1909, p. 79) dans la grotte de Louwberg, en janvier et en avril.

13. *Allodia crassicornis* (Stamm.). Trouvée par M. SCHMITZ (1909, p. 79) dans la même grotte que la précédente, en janvier et avril.

14. *Allodia (Brachycampta) griseicollis* (Staeg.). Citée par BEZZI (1903, p. 10) des souterrains de Naours, France.

15. *Exechia tenuicornis* Wulp. M. SCHMITZ (1909, p. 78) la cite de la grotte de Louwberg en février-avril.

16. *Exechia umbratica* (Aldr.). M. le professeur ALDRICH (1896, p. 186) a décrit cette espèce de la grotte de Shiloh, Amérique du Nord, trouvée à 300 pieds de l'entrée, sur un rocher, au mois de juillet.

17 et 18. *Mycetophila analis* et *incerta* Ad. M. ADAMS (1907, p. 37) a décrit ces deux espèces de la grotte de Mayfield, Amérique du Nord; elles appartiennent probablement à ce genre.

19. *Exechia (Brachydierania) fumosa* (Skuse). M. SKUSE (1888, p. 1179) dit qu'elle a été trouvée en grand nombre dans des grottes d'Australie, en société avec *Platyura monticola*.

Cette énumération se prête à des remarques intéressantes. Quelques-unes des espèces n'ont pas encore été rencontrées en dehors des grottes, d'autres sont fort rares. La sous-famille *Fungivorinae* renferme la plupart des espèces, et elles se trouvent presque toutes dans les 3 genres *Rhymosia*, *Allodia* et *Exechia* qui sont fort rapprochés entre eux. Des espèces placées dans différents genres en Amérique et en Australie, sont réunies par JOHANSEN dans l'unique genre *Exechia*, qui renferme aussi des cavernicoles en Europe!

#### 4. *Bolitophila cinerea* Meig.

Département des Alpes-Maritimes (France). — Grotte d'Albarea, à Sospel, cant. de Sospel, 25 septembre 1905, n° 95, 1 ind. ♂.

*Département de l'Aude (France).* — Grotte de l'Homme mort, à Rivel, cant. de Chalabre, 23 août 1906, n° 161 d, 1 ind. ♀.

Grotte de la Guiraudasso, à Soulatge, cant. de Mouthoumet, 18 juin 1909, n° 272, 1 ind. ♀.

Distribution géographique. — C'est une espèce fort commune dont nous avons donné plus haut la distribution dans les grottes.

Europe : Allemagne, France, Laponie, Suède, Norvège, Danemark, Angleterre, Autriche, Hollande, Russie, Bohême, Hongrie, Bosnie, Italie.

Amérique du Nord : New-York selon JOHANNSEN ; LOEW, OSTEN-SACKEN et ALDRICH n'indiquent pas des localités.

##### 5. *Polylepta leptogaster* Winn.

*Département de l'Ariège (France).* — Grotte de Malarnaud, à Montseron, cant. de Labastide-de-Sérou, 13 septembre 1909, n° 292 a, 3 larves.

Ruisseau souterrain d'Aulegnac, à Les-Bordes-sur-Lez, cant. de Castillon, 14 septembre 1909, n° 296 bis, 1 larve.

*Département des Basses-Pyrénées (France).* — Grotte d'Izeste ou d'Arudy, à Arudy, cant. d'Arudy, 6 septembre 1905, n° 74 a, 3 larves.

Grotte de l'Oueil du Néez ou de Rebenacq, à Rebenacq, cant. d'Arudy, 7 septembre 1905, n° 79 e, un ♂ très petit et très clair, n° 79 c une larve.

Grotte de Khakhouéta, à Sainte-Engrâce, cant. de Tardets-Sorholus, 14 août 1908, n° 235 bis, 1 larve.

*Département de la Haute-Garonne (France).* — Houmt des Heretches, à Arbas, cant. d'Aspet, 29 juillet 1908, n° 232, 2 larves.

*Département de l'Yonne (France).* — Grotte des Fées, à Arcy-sur-Cure, cant. de Vermenton, 16 septembre 1907, n° 194, 2 larves.

*Provincia de Huesca (Espagne).* — Cueva de abajo del Colla-

rada ou Cueva de las Guixas, à Villanua, part. de Jaca, 30 août 1905, n° 53, 1 ind. ♂.

*Département de Constantine (Algérie).* — Grotte de l'Ours, au Djebel Taya, comm. d'Aïn-Amara, 24 octobre 1906, n° 184 bis, 2 larves.

Distribution géographique : espèce rare. Europe, Hollande Allemagne, Autriche.

Amérique du Nord : White Mount., New Hampshire et Indiana.

C'est une espèce bien caractéristique, dont la larve tisseuse, décrite par SCHMITZ, a été trouvée plusieurs fois dans les grottes. Il est bien remarquable qu'elle ait été trouvée aussi en Espagne et en Algérie.

MM. JEANNEL et RACOVITZA (1907, p. 520, et 1908, p. 396) ont observé plusieurs fois les minces toiles d'araignée tissées par ces larves.

#### 6. *Allodia crassicornis* (Stamm.).

*Département des Alpes-Maritimes (France).* — Balme d'Aréna, à Aspremont, cant. de Levens, 20 septembre 1905, n° 92, 1 ind. ♀.

*Département de l'Ariège (France).* — Grotte de Portel, à Loubens, cant. de Varilhès, février 1908, n° 217, 1 ind. ♀.

*Département de l'Aude (France).* — Grotte de l'Homme mort, à Rivel, cant. de Chalabre, 24 août 1906, n° 161 f, 1 ind. ♀.

*Département des Basses-Pyrénées (France).* — Grotte de l'Oueil du Néez ou de Rebenacq, à Rebenacq, cant. d'Arudy, 7 septembre 1905, n° 79 g, 3 ind. ♂.

*Département de la Haute-Garonne (France).* — Grotte de l'Espugne, à Saleich, cant. de Salies-du-Salat, 13 août 1906, n° 153 b, 1 ind. ♂.

*Département des Hautes-Pyrénées (France).* — Grande grotte de Labastide, à Labastide, cant. de La Barthe-de-Neste, 3 août 1905, n° 19, 1 ind. ♀.

*Iles Baléares* : cuevas del Drach, à Porto Cristo, Manacor, Mallorca, 20 juillet 1904, n° 82 d, 1 ind. ♂.



Distribution géographique. — Espèce assez rare. Europe, Angleterre, Autriche, Allemagne, Hollande, Bohême, Hongrie, Bosnie.

Amérique du Nord : Maryland, Philadelphia.

Il paraît que cette espèce est assez caractéristique des grottes. Bien remarquable est sa présence aux Baléares.

État larvaire. — Voir plus loin à propos de la larve que je soupçonne d'appartenir à cette espèce.

Observation. — Il est remarquable que ces 3 Fungivorides présentent une large distribution géographique, qui s'étende de l'Europe à l'Amérique du Nord: ce fait est moins commun dans cette famille, que l'on pourrait croire.

#### 7. *Allodia lugens* (Wied.) [*ornaticollis* (Meig.)]

*Département des Basses-Pyrénées (France).* — Grotte d'Is taürdy, à Ahusquy, cant. de Mauléon, 1 janvier 1906, n° 131 a, 1 ind. ♀.

Distribution géographique. — Espèce non encore trouvée dans les grottes. Moins rare que la précédente : Allemagne, Autriche, Russie, Angleterre, France, Hollande, Hongrie, Suède, Norvège, Bohême, Bosnie, Iles Canaries.

Observation. — Cette espèce paraît être rare dans les grottes, où paraît commune l'autre, qui par contre est plus rare au dehors.

#### 8. *Exechia fungorum* (Deg.).

*Département des Basses-Pyrénées (France).* — Même grotte que la précédente, n° 131 b, 1 ind. ♂.

Distribution géographique. — Espèce très commune, dont la larve vit dans les champignons.

Europe : Suède, Norvège, Laponie, Danemark, Hollande, Angleterre, Russie, Allemagne, Autriche, Bohême, France, Hongrie, Bosnie, Italie, Iles Canaries.

Amérique du Nord : Groenland.

Non encore trouvée dans les grottes, où elle est peut-être accidentelle : comme l'individu est  $\sigma$ , il est possible qu'on ne puisse pas parler d'hibernation.

#### 9. *Exechia pallida* (Stamm.).

*Département des Basses-Pyrénées (France).* — Grotte de l'Oueil du Néez ou de Rebenacq, à Rebenacq, cant. d'Arudy, 7 septembre 1905, n° 79 f, 1 ind.  $\sigma$ .

*Département des Hautes-Pyrénées (France).* — Grotte de l'Ours, à Lortet, cant. de La Barthe-de-Neste, 2 août 1905, n° 16 a, 2 ind.  $\varphi$ .

Distribution géographique. — Suède, Norvège, Hollande, Angleterre, Allemagne, Autriche, Hongrie, Bosnie.

Non encore trouvée dans les grottes.

#### 10. *Exechia tenuicornis* (Wulp)

*Département des Pyrénées-Orientales. (France).* — Cova Bastera, à Villefranche-de-Conflent, cant. de Prades, 18 avril 1906, n° 146, 1 ind.  $\sigma$ .

Distribution géographique. — Angleterre, Hollande, Allemagne, Autriche, Bohême.

Observation. — Le genre *Exechia* paraît être caractéristique, car on a trouvé dans les grottes d'Europe, d'Amérique et d'Australie pas moins de 5 espèces.

#### 11. Larve indéterminée.

*Département des Alpes-Maritimes (France).* — Grotte de Laura ou de l'Ermite, à Castillon, cant. de Sospel, 25 septembre 1905, n° 90 a, 1 exempl.

*Département de l'Ariège (France).* — Grotte de Niaux, à Niaux, cant. de Tarascon-sur-Ariège, 12 septembre 1909, n° 291 b, 1 exempl.

*Département des Pyrénées-Orientales (France).* — Grotte de

Sainte-Marie, à La Preste, cant. de Prats-de-Mollo, 25 mai 1908, n° 220 bis, 5 exempl.

Grotte de Sainte-Madeleine, à Saint-Paul-de-Fenouillet, cant. de Saint-Paul-de-Fenouillet, 18 juin 1909, n° 271 e, 2 exempl.

Cette larve ne paraît pas rare dans les grottes : elle est très semblable à celle de *Lycoria*, mais beaucoup plus grande. Elle est aussi plus grande que celle de *Polylepta leptogaster*, atteignant 16 mm. de longueur sur 1 mm. de largeur (n° 90 a). Le corps est transparent, jaunâtre, coloration due au tube intestinal. La tête est d'un noir intense, comme chez les *Lycoria*, mais à contour plus allongé. Les yeux sont très petits. Les mâchoires sont plus longues que celles de *Polylepta* et plus fortement dentées. La tête est dépourvue des soies qu'on remarque chez la larve de *Macrocera*.

Selon les observations faites par MM. RACOVITZA et JEANNEL, il ne résulte pas que la larve de cette espèce soit tisseuse comme celles de *Macrocera* ou de *Polylepta* : elle vit probablement dans les matières végétales en décomposition. Je ne sais pas à qu'elle espèce elle peut être attribuée ; je soupçonne seulement quelle peut être la larve de *Allodia crassicornis*, qui paraît être largement répandue dans les grottes visitées.

### Bibionidae.

Les espèces de cette famille se rencontrent très rarement parmi les hôtes occasionnels des cavernes. Seulement SCHMITZ (1909, p. 79) cite tout récemment l'*Amasia funebris* (Meig.) (= *Penthetria holosericea* Meig.) de l'entrée de la grotte de Louwberg, en mai.

Dans la collection se trouve un individu unique de cette famille.

#### 12. *Scatopse notata* (Linn.).

Département de l'Ariège (France). — Ruisseau souterrain d'Aulot, à Saint-Girons, cant. de Saint-Girons, 14 septembre 1909, n° 293 a, 1 ind. ♂.

Distribution géographique. — Toute l'Europe, depuis la Laponie jusqu'en Sicile; Nouvelle Zemble.

Amérique du Nord : Groenland, Alaska, N. Jersey, Alabama.

Australie : Sydney.

Espèce presque cosmopolite, commune dans les maisons, surtout dans les latrines; il n'est donc pas étonnant qu'elle se trouve aussi dans les grottes, mais elle y est bien plus rare qu'on pourrait le croire.

### **Tendipedidae** (Chironomidae).

Dans cette grande famille doivent exister certainement des espèces cavernicoles: mais jusqu'à présent on cite seulement des *Tendipes* indéterminées d'Europe (BEZZI) et de l'Amérique du Nord (PACKARD). On a même cité des larves du Padirac et du Covolo del Monte Ferro (BEZZI).

1. *Tendipes viridulus* (Linn.). Rapporté des grottes de Carniole par SCHINER (1854, p. 30).

2. *Tanytarsus tenuis* (Meig.). Cité par BEZZI (1903, p. 10) de la grotte du Grand Entonnoir, France.

3. *Metriocnemus fuscipes* (Meig.) cité par SPEISER (1910, p. 68) des fosses de Palmnicken, Allemagne.

Parmi les matériaux de Biospeologica se trouvent des échantillons peu nombreux et pas toujours en bon état de conservation.

### 13. *Orthocladius sordidellus* (Zett.).

Département de l'Ariège (France). — Rivière souterraine de Vernajouls, à Vernajouls, cant. de Foix, 2 novembre 1908, n° 244, 1 ind. ♂.

Distribution géographique. — Toute l'Europe, de la Norvège à l'Italie; Nouvelle Zemble.

Amérique du Nord : Groenland et New-Hampshire.

Probablement occasionnel.

En outre on trouve dans la collection les échantillons suivants indéterminables.

*Algérie* : grotte du Plateau des Ruines, au Plateau des Ruines, comm. de Bougie, Constantine, 6 octobre 1906, n° 178 a, 1 ind. ♀.

C'est un *Orthocladius* tout jaune, voisin de *atomarius* (Zett.).

*Algérie* : Rhar-el-Baz, près Ziama, comm. de Tababort, Constantine, 11 octobre 1906, n° 180, 1 ind. ♂, fraîchement éclos et 6 larves. Celles-ci sont d'un jaune verdâtre, minces, la tête d'un roussâtre fort clair avec des taches oculaires très noires ; rudiments des pieds très courts, peu développés.

*France. Basses-Pyrénées.* — Grotte d'Izeste ou d'Arudy, à Arudy, cant. d'Arudy, 5 septembre 1905, n° 71 i. 1 larve.

### Culicidae.

Dans cette famille se trouvent des hôtes accidentels ou hibernants.

1. *Culex pipiens*. L. Dans beaucoup de grottes de Hollande, Allemagne, France, Autriche, Moravie, Suisse et Carniole, pendant toute l'année.

2. *C. annulatus* Schrank. Trouvé par SCHMITZ (1909 p. 79) dans la grotte de Louwberg Hollande, en décembre et janvier.

Bien que MM. JEANNEL et RACOVITZA nomment plusieurs fois des Culicides dans l'énumération des grottes visitées (p. e. 1907 p. 506 et 508) je ne trouve dans les matériaux examinés pas même un seul exemplaire de cette famille (1).

(1) Nous avons vu des Culicides dans presque toutes les grottes que nous avons visitées et nous ne les avons signalés dans nos « Enumérations » que lorsqu'ils étaient particulièrement abondants, mais nous ne les avons pas collectionnés. Nous le regrettons maintenant et nous ne les négligerons plus dans nos prochaines récoltes.

Les Culicides, par leur présence constante dans les grottes, sont une source importante de nourriture pour les troglobies, comme le démontrent leur nombreux cadavres rongés, épars sur les parois.

Ces Diptères se tiennent près de l'entrée des grottes ; ceux qui s'égarent dans les parties profondes paraissent toujours engourdis et malades, preuve qu'ils sont destinés à une destruction certaine. Même à l'entrée des grottes nous avons vu souvent les parois couvertes de Culicides morts ou mourants. Il est donc très probable que les Culicides sont attirés et retenus dans les cavernes

### Dixidae.

Cette petite et intéressante famille, dont les larves sont aquatiques, n'avait pas encore été rapportée des cavernes; néanmoins, ils doivent être des hôtes occasionnels.

#### 14. *Dixa aestivalis* Meig. (*aprilina* Meig.).

*Département de la Haute-Garonne (France).* — Grotte de l'Espugne à Saleich cant. de Salies-du-Salat, 13 août 1906, n° 153, 1 ind. ♂.

*Province de Constantine (Algérie).* — Grotte du Lac souterrain, à Hamman-Meskoutine, comm. de Clauzel, 21 octobre 1906, n° 182 1 ind. ♀.

Grotte de l'Ours, au Djebel Taya comm. d'Aïn Amara, 25 octobre 1906, n° 184, 1 ind. ♀.

*Distribution géographique.* — Norvège Suède, Finlande, Angleterre, Hollande, Russie. France. Allemagne, Autriche, Bohême.

Il est intéressant de faire remarquer que la famille est nouvelle pour la faune de l'Algérie: elle n'est citée même d'aucune partie de l'Afrique: pourtant M. BECKER cite la *Dixa maculata* des îles Canaries et de Madère.

### Psychodidae.

Ce sont aussi des hôtes occasionnels: quelques espèces se rencontrent dans les maisons, les étables, les latrines et les caves et ce sont ces mêmes espèces qui peuvent entrer dans les caver-

par leur hydrotropisme positif et qu'ils sont fatalement voués à une mort inutile pour leur espèce. Ils sont victimes d'un instinct disharmonique, comme beaucoup d'autres animaux.

Notons aussi que nous n'avons pas trouvé leur larves dans les eaux souterraines.

Les observations de plus haut s'appliquent aussi à une espèce du genre *Limonia* (v. p. 47) ainsi qu'à certains Tinéides (Lepidoptères) et à beaucoup d'autres Insectes épigés que l'humidité attire. Le domaine souterrain avec son humidité élevée fonctionne donc comme un vaste piège toujours ouvert aux animaux épigés soumis à un hydrotropisme positif et cela au grand profit des troglobies.

JEANNEL ET RACOVITZA.

nes. Les larves vivent dans l'eau ou dans les matières en décomposition ou sur la terre : celles de *Phlebotomus*, découvertes par le professeur GRASSI, habitent dans les souterrains des maisons et n'ont pas de taches oculaires.

1. *Pericoma minuta* (Banks). Le professeur ALDRICH (1896, p. 188) la cite de la grotte Salt Peter, Indiana, Amérique du Nord.

2. *Psychoda phalaenoides* (Linn.). BEZZI (1907 p. 179) la cite dans la grotte Houper, Moravie, en juillet, et SPEISER (1910, p. 68) des souterrains de Palmnicken, Allemagne.

Dans la collection se trouvent aussi 2 espèces.

### 15. *Psychoda phalaenoides* (Linn.)

*Département de l'Ariège (France).* — Grotte inférieure du Queire, à Biert, cant. de Massat, 17 septembre 1909, n° 299 a, 1 ind. ♂, 3 ind. ♀ et 1 nymphe.

Ruisseau souterrain d'Aulot, à Saint-Girons, cant. de Saint-Girons, 14 septembre 1909, n° 293 b, 3 ind. ♀.

*Département des Basses-Pyrénées (France).* — Grotte d'Izeste ou d'Arudy, à Arudy, cant. d'Arudy, 6 septembre 1905, n° 71 a, 1 ind. ♂.

*Département du Gard (France).* — Grotte du Sureau, à Sainte-Anastasie, cant. de Saint-Chapte 3 septembre 1909, n° 290 a, 1 nymphe.

*Département du Lot (France).* — Gouffre de Padirac, à Padirac, cant. de Gramat, 4 novembre 1908, n° 245 b, 1 ind. ♀.

*Département des Pyrénées-Orientales (France).* — Grotte de Sainte-Marie, à La Preste, cant. de Prats-de-Mollo, 22 mai 1908, 2 ind. ♂, 1 ind. ♀, n° 220.

Même grotte, 10 décembre 1908, n° 253, 2 ind. ♀.

*Province d'Alger (Algérie).* — Rhar-Ifri, au Djebel Bou-Zegza, comm. de Saint-Pierre-Saint-Paul, 12 septembre 1906, n° 168 a, 1 ind. ♀.

*Province de Constantine (Algérie).* — Rhar-el-Baz, près Ziana,

comm. de Tababort 11 octobre 1906, n° 180, une larve douteuse.

Rhar-Ahdid, près Ziama, comm. de Tababort, 11 octobre 1906, n° 181 a, 1 ind. ♀.

Grotte de l'Ours, au Djebel Taya comm. d'Aïn Amara, 25 octobre 1906, n° 114 a, 2 ind. ♀.

Distribution géographique. — Toute l'Europe, de la Suède à l'Italie; Nouvelle-Zemble; Afrique du Nord, avec doute.

Les exemplaires examinés n'appartiennent pas tous sûrement à cette espèce, car se trouvant dans l'alcool leur détermination est bien difficile; néanmoins elle est presque certaine. C'est une espèce très commune dans tous les lieux obscurs et humides. Il est à noter qu'on a trouvé aussi les nymphes dans plusieurs des grottes visitées et dans une des adultes vivants au mois de décembre.

#### 16 *Phlebotomus papatasi* (Scop.).

Département des Alpes-Maritimes (France). — Grotte du Laura ou de l'Ermite à Castillon, cant. de Sospel 25 septembre 1905, n° 90 b, 1 ind. ♂.

Distribution géographique. — Italie, Turquie, Dalmatie, Bosnie, Hongrie.

Afrique du Nord : Tunisie, Algérie.

Ce redoutable haematophage est certainement un hôte accidentel, comme les *Culex*.

#### *Phrynidae* (*Rhyphidae*).

Cette petite famille n'était pas encore signalée des grottes; mais les habitudes domiciles de quelques espèces pouvaient le faire prévoir.

#### 17. *Phryne fenestralis* (Scop.).

Département de la Haute-Garonne (France). — Grotte de Marsoulas, à Marsoulas, cant. de Salies-du-Salat, 12 août 1906, n° 151. 1 ind. ♀.



Distribution géographique. — Toute l'Europe de la Norvège à l'Italie.

Amérique du Nord : Canada et White Mounts, New Hampshire.

Espèce pas rare dans les maisons et fort répandue ; les larves vivent dans les matières végétales en putréfaction.

### **Itonididae** (*Cecidomyiidae*).

Jusqu'à présent nous trouvons pour cette immense famille seulement une espèce trouvée dans des grottes en Hollande par SCHMITZ (1909, p. 74) : *Cecidomyia (Diplosis)* sp., Louwberg, août.

Dans toute la collection Biospeologica, nous trouvons aussi seulement une *Diplosis*, dont je crois impossible de déterminer l'espèce ; elle est d'Algérie.

*Province de Constantine (Algérie).* — Grotte du Plateau des Ruines, au Plateau des Ruines, comm. de Bougie, 6 octobre 1906, n° 178, 1 ind. ♀.

Il est bien remarquable que, si je me souviens bien l'espèce d'Hollande que j'ai reçue en communication de M. SCHMITZ, était la même ; cette espèce ne serait pas donc seulement occasionnelle.

### **Limoniidae** (*Limnobiidae*).

Un certain nombre d'espèces de cette famille a déjà été rencontré dans les grottes ; une espèce est surtout caractéristique, commune et fort répandue ; le genre *Petaurista* (*Trichocera*) est également important à ce point de vue et peut-être pas seulement occasionnel, car on a trouvé dans les grottes les larves, et la forme de ses antennes pourrait être considérée comme un caractère d'adaptation.

Je donne ici l'énumération des espèces connues jusqu'à présent.

1. *Dicranomyia modesta* (Meig.). Citée par BEZZI (1907 p. 180) du gouffre du Macocha, Moravie, en août.

2. *Limonia nubeculosa* (Meig.). C'est l'espèce la plus caractéristique des grottes. BEZZI (1903 p. 11) la donne des grottes de S. Cantian et Bergeléawa en Carniole; Covolo del Tesoro et M. Ferro en Italie; Betharram, Dargilan et Castel Mouly en France. SCHMITZ (1909 p. 79) l'a trouvée dans toutes les grottes de Maastricht en Hollande, de juin à décembre. Le professeur STROBL (1900 p. 662) la donne comme très commune dans toute la grotte du Loup près de Drienon en Bosnie et dans des fosses à Ragusa en Dalmatie. Les grands nemocères que MM. JEANNEL et RACOVITZA citent de beaucoup de grottes (p. e. 1907, p. 533) doivent appartenir tous presque sûrement à cette espèce.

3. *Limonia nigropunctata* (Schumm.). Citée par SPEISER (1910 p. 68) des fosses de Palmnicken en Allemagne.

4. *Limonia decemmaculata* (Loew). Citée par le même auteur (1910 p. 68) de la même localité.

5. *Chionea araneoïdes* Dalm. M. le professeur STROBL (1900, p. 663) a trouvé une variété de cette espèce qu'il nomme *major*, dans une grotte à Tarcin en Bosnie.

6. *Dactylolabis symplectoidea* Egg. STROBL (1900, p. 660) la cite de l'entrée d'une grotte près de Trebinje en Bosnie.

7. *Ulomorpha pilosella* O. S. Le professeur ALDRICH (1896, p. 188) la cite de la Porter cave, Indiana, Amérique du Nord. Le genre *Ulomorpha* est très voisin du suivant.

8. *Petaurista* (1) *annulata* (Meig.). Cette espèce qui est rare au dehors, a été trouvée plusieurs fois dans les grottes. BEZZI (1903, p. 11) la cite de Dargilan, France et (1907, p. 180) de la grotte de Houper, Moravie, en juillet. SCHMITZ (1909, p. 80) la cite du Louwberg, en janvier.

9. *Petaurista maculipennis* (Meig.) FRIES (1874, p. 142) la cite de la grotte de Röthelstein, Styrie; RÖDER (1891, p. 346) des grottes Biels et Baumann dans l'Harz; BEZZI (1903, p. 11) du Covolo di Costozza, Italie; SCHMITZ (1909, p. 10)

(1) Ce nom générique est employé aussi chez les mammifères; mais chez les Diptères (MEIGEN 1800), il a priorité.

de plusieurs grottes de Maastricht, presque toute l'année, avec les larves dans la terre et le fumier ; SPEISER (1910, p. 68) la cite des fosses de Palmnicken.

18 *Limonia nubeculosa* (Meig.).

*Département de l'Aude (France).* — Grotte de l'Homme mort, à Rivel, cant. de Chalabre. 23 août 1906, n° 161, 1 ind. ♂.

*Département des Basses Pyrénées (France).* — Grotte d'Izeste ou d'Arudy, à Arudy, cant. d'Arudy, 6 septembre 1905, n° 71, 1 ind. ♂ avec des anomalies dans les nervures alaires.

*Département des Hautes-Pyrénées (France).* — Antre ou grotte de Gargas, à Tibiran, cant. de Saint-Laurent-de-Neste, 30 juillet 1905, n° 4, 2 ind. ♂, 3 ind. ♀.

*Département des Pyrénées-Orientales (France).* — Grotte de Sainte-Madeleine, à Saint-Paul-de-Fenouillet, cant. de Saint-Paul-de-Fenouillet, 18 juin 1909, n° 271, 2 ind. ♂ et 2 ind. ♀.

*Provincia de Huesca (Espagne).* — Cueva de los Moros, à Fanlo, part. de Boltaña, 20 août 1905, n° 43, 1 ind. ♀.

*Province d'Alger (Algérie).* — Rhar-Ifri, au Djebel Bou-Zegza, comm. de Saint-Pierre-Saint-Paul, 12 septembre 1906 n° 168, grand nombre d'individus ♂ et ♀ : la grotte en était pleine.

Ifri Boubker, à Aït-Haouari comm. de Dra-el-Mizan, 21 septembre 1906, n° 172, 1 ind. ♂, 2 ind. ♀.

Ifri Semedane, à Aït-Abd-el-Ali, comm. de Djurjura 24 septembre 1906, n° 173, 2 ind. ♂.

Distribution géographique. — Rare dans le Sud, elle paraît plus commune dans le Centre et le Nord de l'Europe. Allemagne, France. Hollande, Danemark, Russie, Angleterre, Norvège, Suède, Autriche, Suisse, Hongrie, Italie, Bosnie.

Elle est donc nouvelle pour l'Espagne et l'Algérie.

C'est un des Diptères les plus caractéristiques de la faune des grottes et sa présence en Afrique est de la plus haute importance.

Il est remarquable que MM. JEANNEL et RACOVITZA observent

que ce Tipulide se trouve souvent en si grande quantité dans les grottes, qu'il peut être une source notable de nourriture pour les autres animaux (1908, p. 363).

#### 19. *Petaurista regelationis* (L.).

*Département des Basses-Pyrénées (France).* — Grotte d'Is-taürdy, à Alusquy, cant. de Mauléon, 1 janvier 1906, n° 131, 1 ind. ♀.

*Distribution géographique.* — Toute l'Europe, de la Laponie à l'Italie.

Asie : Nouvelle-Zemble.

Amérique du Nord : Groenland et Colombie britannique.

Cette espèce n'avait pas encore été rencontrée dans les grottes où se trouvent ses congénères *annulata* et *maculipennis*. Il est curieux de constater que ces deux espèces ont aussi une vaste distribution géographique, car elles habitent également dans l'Amérique du Nord.

#### Larves indéterminées de ce genre.

*Département de l'Ariège (France).* — La Caougne de Montségur, à Montségur, cant. de Lavelanet, 25 août 1906, n° 166, 7 larves dans un cadavre de Chauve-souris.

*Provincia de Santander (Espagne).* — Cueva de las Aguas, à Novales, part. de San Vicente de la Barquera, 16 avril 1909, n° 266, 1 larve.

*Province d'Alger (Algérie).* — Ifri Samedane, à Aït-Abd-el-Ali, comm. de Djurjura, 24 septembre 1906, n° 173, 1 larve.

Elles paraissent appartenir toutes à la même espèce, qui aurait ainsi une large distribution dans les grottes, et correspondent assez bien à la description de la larve de *maculipennis* donnée par SCHMITZ (1909, p. 80, pl. VIII, fig. 3). Ces larves vivent d'habitude dans des substances végétales en putréfaction ; celles du n° 166 montrent l'adaptation à la nourriture animale, faute de mieux.

Dans la grotte de l'Herm, à l'Herm, cant. de Foix, Ariège, 20 août 1906, n° 156, on a trouvé une nymphe d'une espèce indéterminable de Limoniide. Elle porte de très longues cornes convergentes, semblables à celles de la nymphe de *Limnophila dispar*, décrite par PERRIS; elle ne paraît pas appartenir au genre *Petaurista*, car les cornes chez ce genre sont plus courtes.

### Tipulidae.

Ces gros Diptères paraissent être très occasionnels dans les grottes; dans la collection Biospeologica, il n'y a pas de représentants, et, jusqu'à présent, on connaît seulement les suivants :

1. *Pachyrrhina cornicina* (L.). Rapportée du Macocha, en août, par BEZZI (1907, p. 180).

2. *Pachyrrhina quadrifaria* (Meig.). SCHMITZ (1909, p. 80) la cite du Louwberg, en juillet.

### ORTHORRHAPHA BRACHYCERA.

Ce grand groupe naturel de Diptères, par un violent contraste avec le précédent, ne donne presque pas de représentants à la faune des cavernes; seulement dans les familles des Dolichopodides et des Empides, qui renferment des espèces petites et quelquefois lucifuges, se trouvent quelques exemples, la plupart occasionnels, mais souvent caractéristiques.

Il est donc presque inutile de rappeler que M. le Dr ABSOLON a trouvé dans le Macocha en août le géant des Tabanides d'Europe, *Tabanus sudeticus* Zell., et dans la grotte Kulna en Moravie le *Rhagio tringarius* (L.) (BEZZI 1907, p. 180). Ces deux espèces, évidemment hôtes fortuits, sont les uniques représentants des familles des Tabanides et des Rhagionides, qui ne renferment sûrement pas d'espèces cavernicoles; les

autres grandes familles du groupe sont aussi dans la même condition ; des espèces de la famille des Omphralides (Scenopinides) pourront peut-être se rencontrer dans les grottes, car elle compte des espèces domicoles.

### **Empididae.**

De cette importante famille on a trouvé jusqu'à présent dans les grottes seulement des représentants du groupe *Atalantinae* (*Clinocerinae*), Diptères qui vivent dans les rochers et sur les parois baignées par les forts courants d'eau et sous les cascades. Le genre *Lamposoma* n'a même pas encore été retrouvé à l'extérieur et il s'éloigne de tous ses semblables qui ont le corps cendré, par ses teintes noires, dépourvues de toment ; ce fait paraît être une adaptation à la vie souterraine.

1. *Lamposoma cavaticum* Beck. M. BECKER (1889, p. 337) a trouvé cette intéressante espèce dans une grotte près de Ragusa, en Dalmatie.

2. *Atalanta barbatula* (Mik). Le Dr ABSOLON l'a trouvée dans le Macocha, en août (BEZZI 1907 p. 180).

3. *Atalanta peniscissa* (Becker). M. BECKER (1889, p. 335) l'a trouvée dans une grotte près de Cattaro en Dalmatie.

Dans la collection Biospeologica se trouve au contraire une seule espèce du groupe des Corynetinae.

### **20. Drapetis flavipes Macq.**

*Département des Basses-Pyrénées (France).* — Grotte de l'Oueil du Néz ou de Rebenacq, à Rebenacq, cant. d'Arudy, 7 septembre 1905, n° 79, 1 ind. ♀.

Distribution géographique. — Toute l'Europe de la Suède à l'Italie.

Ce petit rapace aime les lieux ombragés et obscurs, et se trouve parfois dans les maisons sur les fenêtres. Il n'est qu'un hôte occasionnel des cavernes.

**Dolichopodidae.**

De cette grande famille aussi on ne connaît que le *Liancalus virens* (Scop.), trouvé par le Dr ABSOLON dans l'entrée de la grotte Katharina en Moravie, août (BEZZI. 1907, p. 180). Les collections de MM. JEANNEL et RACOVITZA comprennent deux espèces, dont l'une occasionnelle, mais l'autre caractéristique et fort intéressante car elle se trouve en grand nombre dans deux grottes fort éloignées.

**21. Hercostomus cretifer (Walk.).**

*Province de Constantine (Algérie).* — Grotte de la Madeleine, près Ziamas, comm. de Tababart, 11 octobre 1906, n° 179, 1 ind. ♀.

Distribution géographique. — Espèce assez rare : Angleterre, Allemagne, Autriche, Italie.

Nouvelle pour l'Algérie.

Une femelle bien reconnaissable par sa trompe jaune et dilatée et la face argentée. Cette espèce a des habitudes analogues à celles des *Atalanta*, avec lesquels elle vit en compagnie.

**22. Medetera truncorum (Meig.).**

*Département de l'Ariège (France).* — Grotte de la Garosse, à La-Bastide-de-Sérou, cant. de La-Bastide-de-Sérou, 18 août 1906, n° 154 c, 7 ind. ♀ et 5 ind. ♂.

*Province d'Alger (Algérie).* — Ifri Ivenan, Oulad Ben Dahmane, comm. de Palestro, 15 septembre 1906 n° 170, de très nombreux individus des deux sexes.

Distribution géographique. — Angleterre, France, Finlande, Allemagne, Autriche, Italie.

Cette espèce se trouve sur les rochers et les murailles, se cachant quelquefois dans les anfractuosités. C'est vraiment intéressant ce qu'en disent MM. JEANNEL et RACOVITZA (1908,

p. 364) et moi non plus je ne sais trouver une explication à cette agglomération d'individus, sauf que les larves ne trouvent peut-être pas des conditions favorables de nourriture. Les larves de ces Diptères ne se développent pas dans la fiente des Chauves-souris; au moins celles connues vivent sous les écorces des plantes, faisant leur proie des larves de coléoptères.

### CYCLORRHAPHA ASCHIZA

Dans ce groupe manquent absolument les représentants des *Syrphoidea*, Diptères dont les habitudes n'ont rien qui puisse les attirer dans les grottes, mais nous trouvons au contraire des espèces cavernicoles typiques dans le groupe des *Hypocera*.

#### Phoridae.

Cette famille comprend beaucoup d'espèces qui aiment les lieux obscurs; les larves vivent souvent dans les matières en décomposition et dans les excréments; quelques espèces se trouvent souvent dans les maisons et dans les caves. Elles fournissent ainsi plusieurs représentants à la faune des cavernes, et une de ses espèces typiques.

Jusqu'à présent, on connaît seulement les espèces suivantes.

1. *Phora aptina* Schin. Espèce typique, citée de la grotte de Adelsberg la première fois par SCHIÖDTE (1849, p. 7), comme voisine de *Phora maculata* Meig., et ensuite décrite avec son nom bien approprié par SCHINER (1854, p. 30 et 1864, p. 340) et HAMANN (1896, p. 142); citée aussi du Covolo di Costozza, Italie, par BEZZI (1903, p. 13) et de la grotte de Sainte-Reine, France, par FLORENTIN (1904, p. 177).

2. *Aphiochaeta rufipes* (Meig.). Cette espèce est citée de la grotte du Mammoth en Amérique par COQUILLETT (1897, p. 386) et de plusieurs grottes d'Europe: grotte de Smoko-



vník, Lesina, Dalmatie par STROBL (1904, p. 571), grotte Fornett près Lugano, Suisse, par GHIDINI (1906, p. 23) en novembre décembre, et grottes de Meerssen et Louwberg, Hollande, par SCHMITZ (1909, p. 80) en septembre et novembre.

3. *Aphiochaeta cavernicola* Brues. Cette espèce paraît caractéristique des grottes de l'Amérique du Nord, comme l'est chez nous la *Phora aptina*. A l'origine, elle fut citée par le professeur ALDRICH (1896, p. 190) de la grotte de Wyandotte sous le nom de *Phora nigriceps* Loew, sur 9 exemplaires trouvés à trois quarts de mille de l'entrée sur des restes moisiss de pain, viande, etc. BRUES (1903, p. 364) la rapporta sous le même nom de la grotte de Wood, Mass., mais ensuite (1906, p. 101) il la reconnut différente et la décrivit sous le nom de *cavernicola*, la citant aussi de la grotte de Mayfield, Ind. Dans ce dernier travail, il dit que la larve de *Phora* décrite par HUBBARD (1880, p. 34) de la grotte du Mammoth et citée aussi par PACKARD (1886, p. 81) appartient très probablement à cette même espèce, qui serait donc typique.

### 23. *Phora pusilla* Meig.

*Provincia de Huesca (Espagne)*. — Cueva de Abajo del Collarada ou Cueva de las Guixas, à Villanua, part. de Jaca, 30 août 1905, n° 53 b, 1 ind. ♀.

Distribution géographique. — Europe, Angleterre, France, Allemagne, Autriche, Espagne.

Afrique septentrionale : Tunisie.

Elle est citée même de la Nouvelle-Hollande.

Cette petite espèce doit être seulement un hôte occasionel.

### 24. *Phora aptina* Schin.

*Département des Alpes-Maritimes (France)*. — Grotte du Laura ou de l'Ermite, à Castillon, cant. de Sospel, 25 septembre 1905, n° 90, 3 ind. ♀.

Baume Granet ou Goule de Mougins, à Roquefort, cant. de Bar-sur-le-Loup, 17 septembre 1905, n° 91, 2 ind. ♀.

*Département de l'Ariège (France).* — Grotte de la Garosse, à La-Bastide-de-Sérou, cant. de La-Bastide-de-Sérou, 18 août 1906, n° 154, 9 ind. ♀ et 5 ind. ♂.

Grotte de Ferobac, à La-Bastide-de-Sérou, cant. de La-Bastide-de-Sérou, 24 juillet 1907, n° 203, 1 ind. ♀ dans le fond de la grotte.

Grotte de Sarradet, à Freychenet, cant. de Foix, 23 juillet 1907, n° 206, 1 ind. ♀.

Ruisseau souterrain d'Aulot, à Saint-Girons, cant. de Saint-Girons, 14 septembre 1909, n° 293 c, 1 ind. ♂.

Grotte de Moulis, à Moulis, cant. de Saint-Girons, 15 septembre 1909, n° 294, 1 ind. ♀.

*Département de l'Aude (France).* — Grotte de la Guiraudasso, à Soulatge, cant. de Mouthoumet, 18 juin 1909, n° 272 a, 1 ind. ♂ et 2 ind. ♀.

*Département des Basses-Pyrénées (France).* — Grotte de l'Oueil du Néez ou de Rebenacq, à Rebenacq, cant. d'Arudy, 7 septembre 1905, n° 79 a, 3 ind. ♀.

*Département du Gard (France).* — Baoumo de Pasques, à Collias, cant. de Remoulins, 1 septembre 1909, n° 286 a, 2 ind. ♀; n° 286 c, un puparium. n° 286 d, 1 larve.

Grotte de l'Hermitage, à Collias, cant. de Remoulins, 1 septembre 1909, n° 287, 1 ind. ♀.

Grotte de Tharaux, à Tharaux, cant. de Barjac, 26 août 1909, n° 275, 1 ind. ♀.

Grotte du Sureau, à Sainte-Anastasie, cant. de Saint-Chapte, 3 septembre 1909, n° 290, 2 ind. ♀.

*Département de la Haute-Garonne (France).* — Grotte de Marsoulas, à Marsoulas, cant. de Salies-du-Salat, 12 août 1906, n° 151 a, 1 ind. ♀.

*Département des Hautes-Pyrénées (France).* — Grotte de Tibiran, à Aventignan, cant. de Saint-Laurent-de-Neste, 31 juillet 1905, n° 11, 1 ind. ♀.

*Département des Pyrénées-Orientales (France).* — Grotte de Pouade, à Banyuls-sur-Mer. cant. d'Argelès-sur-Mer. 3 février 1909, n° 254, 2 ind. ♀.

Grotte de Sainte-Madeleine, à Saint-Paul-de-Fenouillet, cant. de Saint-Paul-de-Fenouillet, 18 juin 1909, n° 271 b, 2 ind. ♂.

*Département de l'Yonne (France).* — Grotte d'Arcy-sur-Cure, à Arcy-sur-Cure, cant. de Vermenton, 16 septembre 1907, n° 193, 1 ind. ♂.

Distribution géographique. — Elle a été donnée plus haut, car cette espèce est un troglobie typique, qui n'a jamais été rencontré en dehors des grottes. Il est remarquable que bien qu'elle soit commune aussi dans les grottes de la France, elle n'ait pas été trouvée dans celles de l'Espagne ou de l'Algérie.

Description. — Comme SCHINER et HAMANN (ll. cc.) ont déjà donné des bonnes descriptions de cette espèce, et surtout que BECKER (1901, p. 34) l'a comprise dans sa monographie, en figurant aussi l'aile, je dirai ici seulement peu de choses de cette espèce ; dans le travail de SCHENKLING-PRÉVOT (1897, p. 179) on trouve des choses inexactes à son égard.

Les caractères essentiels de l'espèce sont les suivants. Une paire de macrochètes dorso-centrales, et 1 paire de scutellaires ; troisième article des antennes arrondi, noirâtre ; palpes jaunes, étroits, plus longs que la trompe, avec de fortes soies noires, dont 4-5 près de l'extrémité sont fort longues ; trompe épaisse, jaunâtre ; tibias de la dernière paire avec une soie au milieu du bord externe ; côte alaire brièvement ciliée ; deuxième nervure longitudinale dépourvue de soies.

La couleur des balanciers est variable, passant du brun foncé au blanc pâle : il faut tenir compte de ce fait, car il pourrait dans le tableau dichotomique de la monographie de BECKER induire en erreur. Les pattes aussi peuvent être fort obscurcies, surtout celles de la dernière paire ; les cuisses ne sont pas renflées ; elles sont plus minces que chez beaucoup d'autres espèces de ce genre.

On pourrait confondre cette espèce avec *Aphiochaeta rufipes*, avec laquelle elle se trouve souvent en compagnie dans les grottes et qui lui ressemble beaucoup. Mais *A. rufipes* présente sur

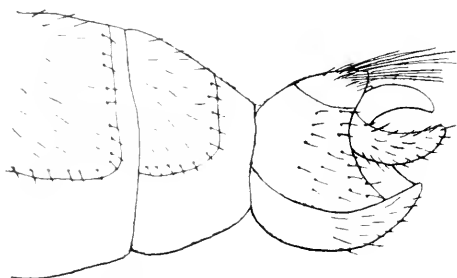


FIG. 10. *Phora aptina* Schin. Hypopyge ♂, × 85.

le front, justement au-dessus de l'insertion des antennes, des soies dirigées en avant (caractère du genre *Aphiochaeta*); ses tibias postérieurs n'ont pas de soie au milieu du bord externe; la côte des ailes porte à

la base de très longs cils; le mâle porte sur le dos de l'abdomen de poils raides dressés; la femelle n'a point de physogastrie, ni les tergites abdominaux si éloignés.

Pour caractériser mieux cet important troglobie, je donne-

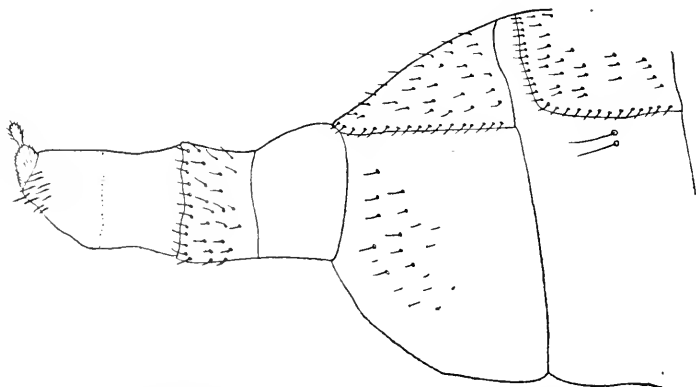


FIG. 11. *Phora aptina* Schin. Extrémité de l'abdomen ♀, face externe × 85.

rai ici une description des appendices génitaux du mâle et de l'abdomen de la femelle.

Les appendices génitaux ♂ (fig. 10) sont arrondis, exsertés, presque pédunculés à la base, de couleur noir brunâtre, quelquefois jaunâtre par transparence. La lamelle apicale médiane

est plus claire et longuement ciliée sur le bord postérieur ; les latérales et l'inférieure sont arrondies ; la pince est velue. L'abdomen du  $\sigma$  ne présente rien de particulier, ses tergites sont serrés et complets et touchent les côtés ; le ventre est blanc, mais non renflé.

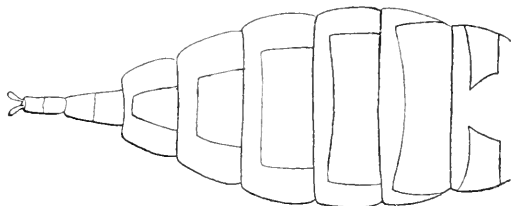


FIG. 12. *Phora aptina* Schin. Abdomen  $\sigma$ , face dorsale, schématique.

La femelle est souvent plus grande du double

que le mâle, et cela dépend surtout de l'enflure de l'abdomen. Celui-ci (fig. 11) a le ventre et les flancs formés par une membrane d'un blanc sale, fortement tendue, très renflée, nue, avec seulement de très courts poils noirs au-dessous le long de la ligne médiane ; le dernier segment a aussi des poils sur les flancs et sur tout le dessous. Les tergites sont fort éloignés (fig. 12), noirs, avec des soies plus longues au bord postérieur. La tarière (fig. 11) est en forme de télescope, et comporte deux articles ; la moitié apicale est chitineuse, noire, la basale molle et blanche, de sorte que les segments paraissent être quatre ; les *cerci* sont petits, menus, brunâtres, velus.

Cette physogastrie de la femelle est bien caractéristique de cette espèce, et est semblable à celle bien plus exagérée qu'on observe chez certains genres de Phorides (*Puliciphora*, *Ecitomyia*, etc.) myrmecophiles et termitophiles. Un fait semblable s'observe chez les Limosines troglobies que je décrirai plus loin, et est déjà ébauché chez la *Lycoria Absoloni*.

ETAT LARVAIRE. — Un fait important et qui démontre que cette espèce est un vrai troglobie, c'est la découverte des larves et des pupariums dans la grotte n° 186, qui est une grotte à guano de chauves-souris. SCHINER avait à l'origine noté que son espèce d'Adelsberg fut trouvée sur des excréments humains.

Les larves de Phorides ne sont pas bien connues ; j'ai comparé

les descriptions données par DUFOUR, BOUCHÉ, HEEGER, SCHNABL, HUBBARD, BRAUER, KIEFFER et MEIJERE, qui se réfèrent presque toutes à *A. rufipes*.

LARVE. — Elle est longue de 5 mill. et large au milieu de

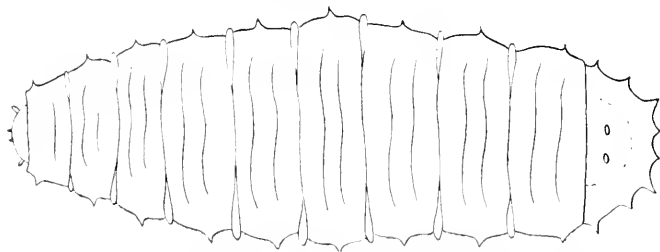


FIG. 13. *Phora aptina* Schin. Larve, face dorsale,  $\times 27$ .

1 mill. (fig. 13) : sa couleur est un jaune paille claire, luisant, le premier segment plus foncé. Le corps est formé de 12 segments dont les deux céphaliques sont rétractiles ; tous les segments, sauf les deux premiers et le dernier, sont divisés en trois parties par deux sillons. La tête porte deux petites antennes de deux articles ; les stigmates antérieurs sont sur le deuxième segment. Chaque segment porte au milieu et sur les côtés un petit tubercule saillant. Il est remarquable que HUB-

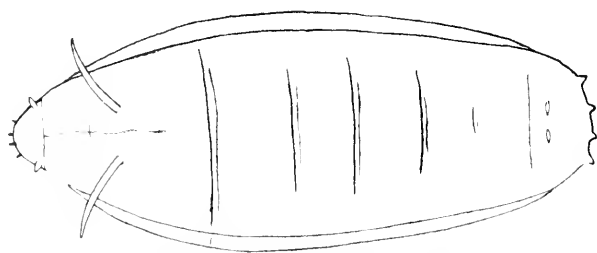


FIG. 14. *Phora aptina* Schin. Puparium, face dorsale,  $\times 27$ .

BARD décrit quelque chose de semblable dans sa larve cavernicole, bien que ces tubercules paraissent manquer chez *A. rufipes*. Le dernier segment est très caractéristique ; il porte dans une sorte de dépression basale les deux stigmates postérieurs, et il a sur son pourtour des tubercules saillants, disposés comme sur la figure 13.

PUPARIUM. — Il est long 3 mill., et large 1 mill., de couleur jaune paille luisant, sur lequel tranchent beaucoup les stigmates antérieurs en forme de cornes noires. Sur le dos

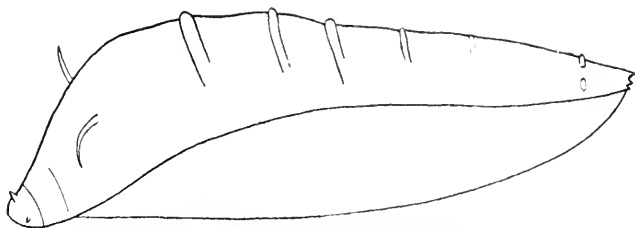


FIG. 15. *Phora aptina* Schin. Puparium, face externe,  $\times 27$ .

(fig. 14) les divisions des segments sont en partie distinctes ; sur le ventre, elles ne sont pas visibles ; vu de côté (fig. 15), il présente une sorte de côte latérale. Le dernier segment est comme chez la larve.

## 25. *Hypocera flavimana* (Meig.) [*femorata* (Meig.)].

Département des Hautes-Pyrénées (France). — Grotte de Tibiran, à Aventignan, cant. de Saint-Laurent-de-Neste, 31 juillet 1905, n° 11 a, 1 ind. ♂.

Provincia de Huesca (Espagne). — Cueva de abajo de los Gloces, à Fanlo, part. de Boltaña, 20 août 1905, n° 45, 2 ind. ♀.

Province d'Alger (Algérie). — Rharrif, au Djebel Bou-Zegza, comm. de Saint-Pierre-Saint-Paul, 12 septembre 1906, n° 168 b, 1 ind. ♂ et 1 ind. ♀.

Distribution géographique. — Europe : Suède, Angleterre, Allemagne, Autriche.

Amérique du Nord : New-Hampshire, Wisconsin, Vancouver, Massachusset, Rhode, Islande.

Cette robuste espèce paraît être occasionnelle dans les grottes ; néanmoins sa vaste distribution est remarquable.

Elle est nouvelle pour les faunes de l'Espagne et de l'Algérie.

26. *Aphiochaeta rufipes* (Meig.).

*Département des Alpes-Maritimes (France).* — Baume Gragnet ou Goule de Mougins, à Roquefort, cant. de Bar-sur-le-Loup, 17 septembre 1905, n° 91 a, 1 ind. ♀.

*Département des Basses-Pyrénées (France).* — Grotte de l'Oueil du Néez ou de Rebenacq, à Rebenacq, cant. d'Arudy, 7 septembre 1905, n° 79 b, 1 ind. ♀.

Grotte de Khakhonéta, à Sainte-Engrâce, cant. de Tardets-Sorholus, 14 août 1907, n° 235, 13 ind. ♀.

*Iles Baléares :* cuevas del Drach, à Porto Cristo, Manacor, Mallorca, juillet 1904, n° 82, 30 ind. ♀ mal conservés et 82 b, des larves.

*Provincia de Santander (Espagne).* — Cueva de la Clotilde, à Santa Isabel, part. de Torrelavega, 24 juillet 1909, n° 318, 1 ind. ♀.

*Province d'Alger (Algérie).* — Rhar Ifri, au Djebel Bou-Zegza, comm. de Saint-Pierre-Saint-Paul, 12 septembre 1906, n° 168 c, 2 ind. ♀.

Ifri Semedane, à Aït-Abd-el-Ali, comm. de Djurjura, 24 septembre 1906, n° 173 c, 1 ind. ♂ et 3 ind. ♀, le ♂ avec un acarien.

Distribution géographique. — Toute l'Europe, de la Laponie à l'Espagne et à l'Italie.

Amérique du Nord ; Alaska, Kentucky, Massachussetts, Philadelphie, Michigan, New-York, Illinois, Idaho, New-Hampshire, New-Jersey.

Cette espèce, fort commune et fort répandue, se trouve fréquemment dans les maisons, les latrines et les caves. Elle paraît être un hôte habituel des grottes, car elle y a été trouvée maintes fois et sa larve y vit aussi.



**CYCLORRHAPHA SCHIZOPHORA**

Dans ce groupe, qui comprend l'immense peuple des mouches proprement dites, il n'y a presque pas de représentants dans la série des Schizometopes, qui comprend les formes supérieures, mais il y en a beaucoup dans celle des Holometopes ou formes inférieures.

**SCHIZOMETOPA****Larvaevoridae** (*Tachinidae*).

Cette grande famille, comme celle des Syrphides, ne donne pas des hôtes à la faune des cavernes; on a cité seulement les 3 formes suivantes, toutes occasionelles, dont la première appartient au groupe des Dexiines, qui aiment les lieux ombragés, et les deux autres à ceux des Calliphorines, qui sont attirés par la viande en putréfaction.

1. *Deviosoma caninum* (Fabr.). Trouvée par SCHMITZ (1909, p. 81) dans l'entrée du Louwberg, en août.

2. *Calliphora erythrocephala* (Meig.). Trouvée en août dans le Machoca par le Dr Absolon, BEZZI (1907, p. 180).

3. *Onesia gentilis* (Meig.). Trouvée dans le Louwberg en juillet et août par SCHMITZ (1909, p. 80).

**Muscidae** (*Anthomyidae*).

Cette grande famille aussi, bien qu'elle compte des espèces domiciles, ne donne presque pas de représentants. Comme l'espèce indéterminée d'*Anthomyia* citée par PACKARD (1886, p. 80) est un Heleomyzide, il ne reste que :

1. *Pegomyia bicolor* (Wied.), citée par SCHNER et FRIES (1874, p. 151) des grottes de Adelsberg, purement accidentelle, sous le nom de *Anthomyia mitis*.

27. *Fannia scalaris* (Fabr.).

*Département des Basses-Pyrénées (France).* — Grotte d'Izeste ou d'Arudy, à Arudy, cant. d'Arudy, 6 septembre 1905, n° 71 g, 9 ind. ♂ et 7 ind. ♀.

Distribution géographique. — Toute l'Europe, de la Laponie à l'Italie; Iles Canaries et Palestine.

Amérique du Nord : tout entière, selon ALDRICH.

C'est une espèce commune dans les lieux ombragés et les latrines, accidentelle dans les grottes.

LARVE (sp. ?)

*Province d'Alger (Algérie).* — Grotte du Veau marin, à Che noua-plage, comm. de Tipaza, 7 septembre 1906, n° 167 a, 1 larve.

Cette larve correspond assez bien à celle de la cosmopolite *Fannia canicularis* (L.), selon la dernière description de CHEVREL; elle est commune dans les latrines.

**HOLOMETOPA**

Cette immense série, qu'autrefois on désignait comme celle des mouches acalyptrées, est celle qui donne le plus grand nombre de troglaphiles et d'hôtes occasionnels, comprenant même des troglobies. Elle partage ce privilège avec les Orthorhaphes nematocères; et il est bien remarquable que ces deux groupes, sont ceux qui comprennent les formes les plus anciennes et les moins évoluées de tout l'ordre des Diptères.

**Cypselidae (Borboridae).**

Cette famille est une des plus importantes pour le domaine souterrain, car elle compte beaucoup d'espèces cavernicoles, et parmi, quelques véritables troglobies. Ses membres aiment les lieux obscurs; quelques-uns se trouvent dans les latrines et dans

les étables ; les larves vivent dans les matières en décomposition et dans les excréments. Il semble que le genre *Cypsel*a (*Borborus*), compte seulement des espèces accidentelles, tandis que dans le genre *Limosina* se trouvent des troglaphiles et même des troglabies.

Voici la liste des espèces jusqu'à présent trouvées dans les grottes.

1. *Cypsel*a *nigriceps* (Rond.). Trouvée par le Dr Absolon dans deux grottes de Moravie en septembre (BEZZI, 1907, p. 181) et par SCHMITZ (1909, p. 81) dans deux grottes de Hollande, de mai à octobre.

2. *Cypsel*a *finetaria* (Meig.) SCHMITZ (1909, p. 81) l'a trouvée en grandes masses dans deux grottes de Hollande, de mai à octobre.

3. *Cypsel*a *nigra* (Meig.). RÖDER (1891, p. 346) la cite de deux grottes du Harz, en septembre.

4. *Cypsel*a *limbinervis* (Rond.). RÖDER (l. c.) la cite des mêmes grottes que la précédente, et SCHMITZ (1909, p. 81) l'a trouvée rare dans deux grottes de Maastricht, en juin octobre.

5. *Cypsel*a *Roserii* (ROND.). Trouvée très rarement par SCHMITZ (1909, p. 81) dans deux grottes de Hollande en septembre.

On peut ajouter que PACKARD (1886, p. 80) cite une espèce indéterminée de ce genre dans une grotte de l'Amérique du Nord.

6. *Limosina plumosula* Rond. Citée des catacombes de Paris par BEZZI (1903, p. 13).

7. *Limosina ciliosa* Rond. Trouvée dans le gouffre de Padi-rac (BEZZI, 1903, p. 13) et par le Dr Absolon dans une grotte de Moravie, en juillet (BEZZI, 1907, p. 181).

8. *Limosina silvatica* (Fall.). BEZZI (1907, p. 181) la cite de deux grottes de Moravie, août et septembre et SCHMITZ (1909, p. 81) l'a trouvée fréquente en septembre dans une grotte de Hollande.

9. *Limosina pusio* Zett. Trouvée fréquemment par SCHMITZ

(1909, p. 81) dans deux grottes de Hollande, en avril et septembre.

10. *Limosina caenosa* Rond. Trouvée une fois par SCHMITZ (1909, p. 81) dans le Louwberg en avril.

11. *Limosina tenebrarum* Aldr. Citée par le prof. ALDRICH (1896, p. 190) de beaucoup de grottes de l'Indiana, Amérique du Nord, juillet et novembre. Les exemplaires se trouvaient sur des excréments ou d'autres substances en décomposition, et ne pouvait presque pas voler.

12. *Limosina stygia* Coq. Citée par COQUILLET (1897, p. 384) de la grotte du Mammoth, Amérique du Nord, sur des champignons en décomposition.

Dans la collection Biospeologica se trouvent seulement des espèces du genre *Limosina*. Il faut noter que la détermination des espèces de ce genre n'est pas toujours facile, même avec l'aide de la monographie de RONDANI (1880) ou du travail de DAHL (1909).

## 28. *Limosina pygmaea* (Meig.).

Département de l'Ariège (France). — Grotte de Lavelanet, à Lavelanet, cant. de Lavelanet, 23 août 1906, n° 159, 2 ind. ♀.

Distribution géographique. — Allemagne, Italie, Dalmatie, Espagne.

C'est évidemment un hôte accidentel.

## 29. *Limosina silvatica* (Fall.)

Département des Hautes-Pyrénées (France). — Grotte de Tibiran, à Aventignan, cant. de Saint-Laurent-de-Neste, 31 juillet 1905, n° 11 c, 3 ind. ♀.

Distribution géographique. — Toute l'Europe, de la Laponie à l'Italie.

Cette espèce aussi paraît seulement occasionnelle bien qu'elle ait été plusieurs fois trouvée dans des grottes.

30. *Limosina cilifera* Rond.

Même grotte que la précédente, n° 11 b, 1 ind. ♀.

Distribution géographique. — Europe : Italie, Dalmatie.  
Afrique du Nord : Egypte, îles Canaries.

31. *Limosina simplicimana* Rond.

Département de l'Ariège (France). — Grotte de Hount-Santo, à Ustou, cant. d'Oust, 19 septembre 1909, n° 302 a, 1 ind. ♂.

Distribution géographique. — Italie, Espagne, Dalmatie.

Espèce occasionnelle qui n'est peut-être autre chose que *L. pusio* Zett.

32. *Limosina* ? *coxata* Stenh.

Provincia de Huesca (Espagne). — Cueva de abajo de los Gloces, à Fanlo, part. de Boltaña, 20 août 1905, n° 45 b, 2 ind. . .

Distribution géographique. — Suède, Allemagne, Autriche.

Non comprise parmi les espèces d'Espagne par M. le professeur STROBL.

Nous avons affaire à une espèce occasionnellement caverni-

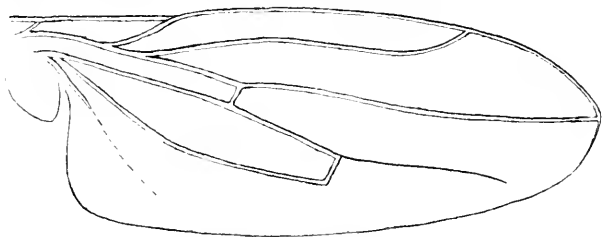


FIG. 16. *Limosina coxata* Stenh. Aile  $\times 27$ .

cole mais bien intéressante. Elle correspond assez bien à la description de *coxata* que donnent les auteurs jusqu'au Dr DAHL (1909, p. 377) surtout pour la coloration des pattes : les hanches antérieures jaunes sont très tranchantes. Mais ces deux exem-

plaires sont un peu plus grands (3 mill. de longueur); les tibias intermédiaires présentent 2 épines; les ailes (fig. 16) ont la quatrième nervure longitudinale très prolongée.

### 33. *Limosina limosa* (Fall.).

*Département du Lot (France).* — Gouffre de Padirac, à Padirac, cant. de Gramat, 4 novembre 1908, n° 245, 2 ind. ♀.

*Province de Constantine (Algérie).* — Grotte du Lac souterrain, à Hammam Meskoutine, comm. de Clauzel, 21 octobre 1906, n° 182 b, 1 ind. ♂ et 3 ind. ♀.

*Distribution géographique.* — Toute l'Europe, de la Suède à l'Italie.

Afrique du Nord : Egypte, Algérie, îles Canaries.

Amérique du Nord : Canada, New Jersey, New-Hampshire.

Espèce occasionnelle bien qu'observée en société avec la suivante.

### 34. *Limosina Racovitzai* n. sp. ♂♀

*Département de l'Ariège (France).* — Grotte de la Garosse, à La-Bastide-de-Sérou, cant. de La-Bastide-de-Sérou, 18 août 1906, n° 154 a, 1 ind. ♂.

Ruisseau souterrain d'Aulot, à Saint-Girons, cant. de Saint-Girons, 14 septembre 1909, n° 293 d, plusieurs ind. ♂ et ♀.

Grotte de Neuf-Fonts, à Aulus, cant. d'Oust, 18 septembre 1909, n° 300, 2 ind. ♂ et ♀.

*Département des Basses-Pyrénées (France).* — Grotte d'Izeste ou d'Arudy, à Arudy, cant. d'Arudy, 6 septembre 1905, n° 71 e, 47 ind. ♂ et ♀.

*Département du Gard (France).* — Baoumo de Pasques, à Collias, cant. de Remoulins, 1 septembre 1909, n° 286 b, 1 ind. ♀.

*Département du Lot (France).* — Gouffre de Padirac, à Padirac, cant. de Gramat, 4 novembre 1908, n° 245 a, 1 ind. ♀.

*Département de la Seine (France).* — Catacombes de Bicêtre,

au Kremlin-Bicêtre, cant. de Villejuif, 1 janvier 1905, n° 132 a, 7 ind. ♂ et 7 ind. ♀, dont plusieurs tout frais d'éclosion.

Cette espèce est une très importante acquisition pour la faune du domaine souterrain, et je suis bien heureux de le dédier à M. RACOVITZA, à qui nous devons tant de reconnaissance pour ses admirables efforts dans l'étude de la faune spéologique.

Nous avons affaire avec un véritable troglobie, qui n'a jamais été rencontré en dehors des grottes, et qui présente plusieurs des caractères d'adaptation que nous avons observés dans *Phora aptina*, à savoir : physogastrie de la femelle, sclérites isolés de l'abdomen ♀, trompe jaune renflée, ailes raccourcies. Probablement elle aussi est peu capable de voler, et sa larve vit probablement aussi dans le guano ; les exemplaires des catacombes de Bicêtre, montrent qu'elle se développe aussi en hiver dans les grottes, comme les véritables troglobies.

L'espèce paraît aussi être assez largement distribuée dans l'Europe méridionale, car le Dr ABSOLON l'a trouvée dans les grottes des Balcons.

Enfin je dirai que je doute beaucoup que mon espèce soit identique à *L. tenebrarum* du professeur ALDRICH, quoique la courte description convienne bien et que la figure de l'aile y ressemble aussi. Mais avant d'établir une identité si importante, il serait indispensable de comparer les types, d'autant plus que je doute beaucoup que les autres espèces européennes de *Limosina* citées de l'Amérique du Nord (*albipennis*, *crassimana*, *fontinalis* et *limosa*) sont bien déterminés. Cela sera la tâche du monographe de l'avenir, qui étudiera ce groupe difficile.

Description. — Longueur du corps mill. 2-2, 3.

Les caractères particuliers de l'espèce sont la trompe blanche et renflée, l'abdomen renflé, blanc, avec les tergites et les sternites bruns isolés.

Couleur générale des parties chitinisées noir tendant au brun ; membrane abdominale d'un blanc sale ; pieds d'un noir brunâtre, avec les tibias et les tarses plus ou moins jaunâtres.

Tête noire, même sur la face, qui présente une carène arrondie. Antennes entièrement noires, le deuxième article avec une couronne apicale de 6-8 soies ; le troisième arrondi, pubescent ; soie de la longueur de tête et thorax ensemble, brièvement plumeuse.

Yeux nus.

Trompe renflée, blanchâtre ; palpes jaunes, avec 4-5 soies noires ; vibrisses très robustes, convergentes mais pas croisées. Front d'un noir de velours opaque, avec la bande médiane grisâtre un peu luisante.

Seulement les macrochètes verticales et ocellaires sont bien développés, les orbitales sont courtes, recourbées en avant.

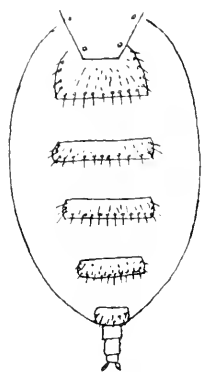


FIG. 17. *Limosina Racovitzai* n. sp. Abdomen ♀, face dorsale, schématique.

Thorax noir, seulement un peu rougeâtre le long de la suture sterno-mésopleurale. Son dos est couvert de courts poils noirs et raides ; pas de dorsocentrales, seulement les macrochètes latérales sont bien développées, 1 humérale, 1 notopleurale, 2 suralaires.

Écusson de la même couleur que le thorax, nu, avec 4 macrochètes marginales.

Balanciers d'un blanc sale.

Abdomen de la femelle avec les incisures des segments peu distinctes ; on remarque 5 tergites noirs, rectangulaires, très éloignés (fig. 17), garnis de poils qui vers le bord sont en forme de soies. Les sternites sont plus larges, et par conséquent moins éloignés. Tarière en télescope, de 3 articles alternativement clairs et obscurs ; cerci petits, bruns.

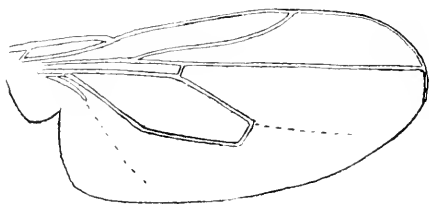


FIG. 18. *Limosina Racovitzai* n. sp. Aile  $\times 27$ .

Chez le  $\sigma$  l'abdomen est moins renflé ; les tergites sont



comme chez la ♀, mais au nombre seulement de 4. Appendices génitaux arrondis, noirs, pas saillants; au milieu de la partie postérieure, on remarque deux soies éloignées, divergentes.

Pattes de la première paire : cuisses portant au-dessous une série d'environ 10 soies ; tibias dépourvus de soies ; protarse presque aussi long que les 2 articles suivants ; les deux derniers articles sont un peu dilatés.

Pattes de la deuxième paire : cuisses peu velues ; tibias avec deux fortes épines dans le premier et le deuxième tiers ; protarse fort allongé.

Pattes de la troisième paire : cuisses et tibias dépourvus de soies ; protarse égalant en longueur la moitié de l'article suivant.

Ailes (fig. 18) grisâtres ; quatrième nervure longitudinale à peine distincte en dehors ; cinquième nulle après le coude. Côte (fig. 19) à la base munie d'une forte épine et ensuite brièvement ciliée.

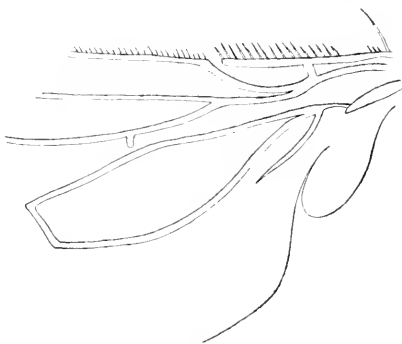


FIG. 19. *Limosina Racovitzi* n. sp.  
Base de l'aile  $\times 85$ .

### 35. *Limosina Jeanneli* n. sp. ♂♀

*Province d'Alger (Algérie).* — Rhar Ifri, au Djebel Bou-Zegza, comm. de Saint-Pierre-Saint-Paul, 12 septembre 1906, n° 168 f, 1 ind. ♂.

*Province de Constantine (Algérie).* — Grotte du Lac souterrain, à Hammam Meskoutine, comm. de Clauzel, 21 octobre 1906, n° 182 a, 19 ind. ♂ et ♀.

Il m'est bien agréable de dédier cette deuxième *Limosina* nouvelle au Dr JEANNEL, qui partage avec le Dr RACOVITZA l'honneur de faire connaître la faune souterraine.

Elle est très voisine de la précédente, mais en diffère par la taille plus petite et les nervures alaires bien différentes. Elle diffère de toutes les espèces de l'Afrique du Nord décrites par M. BECKER: elle semble avoir quelque ressemblance avec *L. eximia* Beck. de l'île de Madeira, surtout dans la nervation alaire.

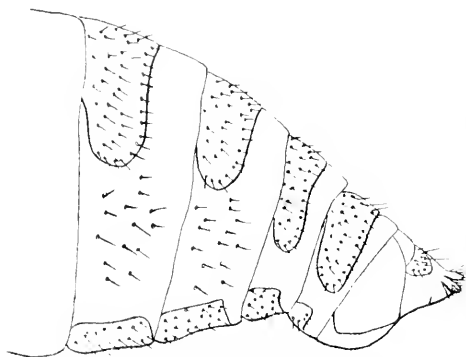


FIG. 20. *Limosina Jeanneli* n. sp.  
Extrémité de l'abdomen ♀, face latérale × 85.

Description. —  
Longueur du corps  
mill. 1,5-1,7.

Couleur bien moins foncée; pieds en grande partie jaunâtres.

Tête, antennes et trompe comme dans la précédente; les deux premiers articles de l'antenne sont quelquefois un peu jaunâtres: la soie est à peine pubescente.

Le thorax n'a pas de dorsocentrales; les poils du dos sont plus longs; écusson comme chez la précédente.

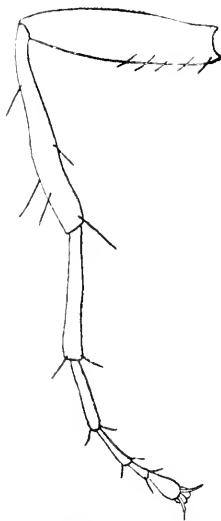


FIG. 21. *Limosina Jeanneli*  
n. sp. Patte du 2<sup>e</sup> paire × 85.

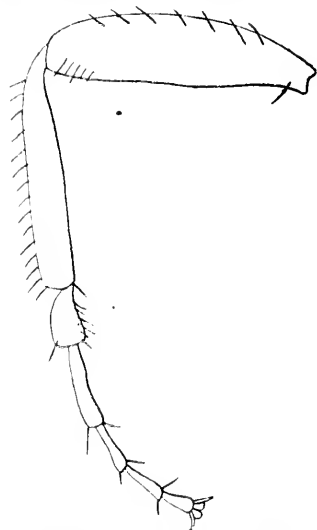


FIG. 22. *Limosina Jeanneli* n. sp.  
Patte du 3<sup>e</sup> paire × 85.

Tergites abdominaux (fig. 20) plus prolongés sur les côtés et plus rapprochés entr'eux; chez la ♀ ils sont 6 bien distincts, y compris celui de la base de la tarière.

Appendices génitaux du mâle noirs, velus, mais les deux soies moins distinctes que chez la précédente.

Pattes peu velues; celles de la deuxième paire (fig. 21) avec les tibias munis de trois soies au bord externe et le protarse très allongé. Celles de la dernière paire (fig. 22) avec les cuisses et les tibias dépourvues de soies et le protarse court et élargi.

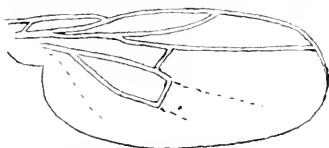


FIG. 23. *Limosina Jeanneli* n. sp.  
Aile  $\times 27$ .

Ailes (fig. 13) avec le bord très brièvement cilié : les nervures longitudinales 4 et 5 assez distinctes au dehors et les nervures transversales fortement rapprochées.

OBSERVATION. — Il est probable que cette espèce est aussi un troglobie, car elle présente la physogastrie et la forme de la trompe de la précédente.

En outre on trouve encore dans la collection Biospeologica deux espèces indéterminables, à savoir :

*Département de l'Ariège (France).* — Grotte de Peyort, à Prat-et-Bonrepaux, cant. de Saint-Lizier, 5 juillet 1904, n° 139, 2 ind. ♀ physogastres, qui très probablement sont *L. Racovitza*.

*Province d'Alger (Algérie).* — Rhar Ifri, au Djebel Bou-Zegza, comm. de Saint-Pierre-Saint-Paul, 12 septembre 1906, n° 168 g, 1 ind. ♀, écrasé.

### Dryomyzidae.

Cette famille ne compte qu'une espèce évidemment occasionnelle, attirée dans les grottes par les excréments, et qui est toujours lucifuge, à savoir *Neuroctena anilis* (L.) citée par Bezzi (1903, p. 13) des grottes de S. Canziano et Bergeleawa en Carniole.

### Héléomyzidae.

Avec les Fungivorides, les Phorides et les Cypselides, c'est la famille la plus caractéristique de la diptérofaune des grottes et, comme les deux dernières, elle est liée à la présence du guano.

Cette famille comprend un assez grand nombre d'espèces, qui, comme le montrent déjà leurs couleurs en général pâles, aiment les lieux ombragés et frais. Les larves vivent dans les substances végétales en putréfaction, dans les excréments, etc. ; de là vient que quelques espèces sont communes dans les latrines et les étables. Leur prédilection pour les lieux obscurs et les excréments les amène à vivre souvent dans les tanières des mammifères, comme nous le voyons en Europe pour *H. cuniculorum* (Lapin) et *subterranea* (Taupe et Hamster) et en Amérique pour *pectinata*. Elles résistent aux grands froids et se trouvent très souvent en plein hiver, quelques espèces même exclusivement en hiver. On comprend donc pourquoi ces diptères trouvent dans les grottes et le guano des chauves-souris des conditions favorables et cela explique leur grande abondance en espèces et en individus dans le domaine souterrain.

Cette famille se divise selon CZERNY (1904, p. 209) en deux groupes : *Suillinae* (*Helomyzinae*) et *Heleomyzinae* (*Lerinae*) ; le premier n'a pas la macrochète prothoracique qui est toujours présente dans le second. Or, nous pouvons constater ce fait singulier, que les espèces du premier groupe (qui se bornent aux genres *Suillia* et *Allophyla*), bien que très communes dans les lieux obscurs et au plus épais des bois, n'ont jamais été rencontrées dans les grottes. Ce fait est probablement en relation avec cet autre que leurs larves vivent dans les truffes.

Le deuxième groupe se répartit en plusieurs genres assez faciles à distinguer, et c'est celui qui donne les nombreuses espèces cavernicoles et parmi elles des troglaphiles et des troglobies. La *Heteromyiella atricornis*, qu'on pourrait nommer la mouche du guano des grottes, est fréquente dans presque toutes les grottes et ses larves et ses pupariums s'y récoltent avec facilité ; au contraire elle se rencontre très rarement à l'extérieur. Quelques espèces (comme *Gymnomus troglodytes* et diverses *Heleomyza*) n'ont pas encore été trouvées au dehors ; la rareté excessive d'autres (comme *Oecothoa praecox*, diverses *Eccoptomera*) est certainement en relation avec ce fait.

Je donne ici l'énumération des espèces trouvées dans les grottes jusqu'à ce jour.

1. *Scoliocentra villosa* (Meig.) SCHMITZ (1909, p. 82) l'a trouvée assez commune dans plusieurs grottes de Hollande avec la variété *scutellaris* (Zett.) de juin à octobre et en décembre. THALHAMMER (1899, p. 58) la donne de la grotte Fericse en Hongrie, comme *Eccoptomera scutellaris* et le professeur MELJERE (1907, p. 165) des grottes de Maastricht en novembre et janvier, comme *scutellaris*. Elle est rare à l'extérieur.

2. *Eccoptomera longiseta* (Meig.). Trouvée rare dans le Louwberg par SCHMITZ (1909, p. 84) en août.

3. *Eccoptomera pallescens* (Meig.). RÖDER (1891, p. 346) la cite de deux grottes de l'Harz, septembre, et SCHMITZ (1909, p. 84) l'a trouvée commune dans trois grottes de Hollande, de juin à octobre.

4. *Eccoptomera excisa* Loew. Le Dr Absolon (BEZZI, 1907, p. 181) en a trouvé une couple dans une grotte de Moravie, en septembre.

5. *Eccoptomera emarginata* Loew. Trouvée dans une grotte de Carniole (BEZZI, 1903, p. 11) et dans une de Moravie (BEZZI, 1907, p. 181). Le professeur LOEW (1862, p. 54) a reçu des exemplaires par Schmidt de Laybach, qui sont certainement aussi cavernicoles. Je suis convaincu que cette espèce n'a pas encore été trouvée à l'extérieur, malgré les deux exemplaires de ZELLER et de STROBL.

6. *Oecothea fenestralis* (Fall.). Il est remarquable que cette espèce, qui se trouve très rarement en Europe dans les maisons, soit au contraire commune dans cinq grottes de l'Indiana en Amérique du Nord, d'où le professeur ALDRICH (1896, p. 189) l'a décrite comme *Blepharoptera specus* n. sp. La synonymie est donnée récemment par ALDRICH et DARLINGTON (1908, p. 73).

7. *Oecothea praecox* Loew. Trouvée par SCHMITZ (1909, p. 84) très commune dans cinq grottes de Hollande, de juin à septembre. L'espèce n'a jamais été trouvée à l'extérieur, sauf peut-

être l'unique exemplaire originaire de LOEW (1862, p. 56) ; MEIJERE (1907, p. 165) la cite aussi des grottes de Maastricht en mai.

8. *Heleomyza spectabilis* (Loew). Trouvée par F. KRAUSS dans la grotte de Gaden, Autriche, vers la fin de décembre 1891, déterminée par BRAUER, et citée par MIK (1892, p. 181) ; le Dr ABSOLON l'a trouvée dans la grotte Katharina, Moravie, en août (BEZZI, 1907, p. 181) et SCHMITZ (1909, p. 85) l'a trouvée assez fréquente dans diverses grottes de Hollande en juillet-septembre, même sous forme d'exemplaires venant d'éclore. Elle est très rare à l'extérieur.

Sous le nom d'*Heleomyza* Fall. 1810, on cite ici les Diptères autrefois nommés *Leria* R. D. 1830 ou *Blepharoptera* Macq. 1835, avec le vœu que ce changement soit le dernier dans la nomenclature de ces intéressants insectes.

9. *Heleomyza caesia* (Meig.). RÖDER (1891, p. 346) la cite de deux grottes du Harz en septembre ; BEZZI (1907, p. 181) d'une grotte de Moravie en septembre ; SCHMITZ (1909, p. 85) du Louwberg de juillet à septembre.

10. *Heleomyza defessa* (Ost. Sack.). Cette espèce est citée de plusieurs grottes de Indiana, Virginia et Kentucky par ALDRICH and DARLINGTON (1908, p. 81) ; elle est l'*Anthomyia* sp. de PACKARD (1889, p. 80).

11. *Heleomyza pubescens* (Loew.). ALDRICH (1896, p. 188) la cite de cinq grottes de l'Indiana en juillet, et ALDRICH et DARLINGTON (1908, p. 80) d'une grotte du Wisconsin, en juillet.

12. *Heleomyza modesta* (Meig.). FRIES (1874, p. 109) la cite de la grotte de Falkenstein ; RÖDER (1891, p. 346) de deux grottes du Harz en septembre ; THALHAMMER (1899, p. 58) de la grotte Ferice en Hongrie, comme *Blepharoptera ruficauda* Zett. ; BEZZI (1907, p. 181) de deux grottes de Moravie, en septembre.

13. *Heleomyza dupliciseta* (Strobl). MEIJERE (1907, p. 165) la cite des grottes de Maastricht en janvier, et SCHMITZ

(1909, p. 85) la cite du Louwberg, en janvier et en septembre.

14. *Heleomyza serrata* (L.). SCHINER (1864, p. 29) la cite le premier des grottes d'Istrie et de Carnie; FRIES (1874, p. 109) de celle de Falkenstein; RÖDER (1891, p. 346) de deux grottes du Harz; THALHAMMER (1899, p. 58) de la grotte de Pestere en Hongrie; BEZZI (1903, p. 12) de la grotte de Castel Mouly, France et (1907, p. 181) de deux grottes de Moravie en juin et en août; SCHMITZ (1909, p. 85) dit qu'elle est commune dans toutes les grottes visitées par lui, pendant toute l'année, moins les mois de mars et avril. ALDRICH et DARLINGTON (1908, p. 84) la citent aussi de deux grottes de l'Indiana et du Wisconsin.

15. *Heleomyza latens* (Aldr.). Le professeur ALDRICH (1896, p. 188) l'a décrite de quatre grottes de l'Indiana, en juillet; il dit que des 9 exemplaires examinés, deux portent de nombreux acariens sur le corps. ALDRICH et DARLINGTON (1908, p. 85) la citent aussi de grottes de Wisconsin en juillet, et du Texas en janvier.

Ce genre *Heleomyza* (*Leria*, *Blepharoptera*) est donc bien caractéristique pour le domaine souterrain. Il est remarquable que ses nombreuses espèces se partagent en deux groupes très naturels, qui sont tous les deux représentés par des séries parallèles en Europe et Amérique du Nord, bien que *serrata* se trouve en même temps sur les deux continents. Le premier groupe comprend les espèces plus grandes et plus belles, caractérisées par leur sternopleures villeuses; ce sont *spectabilis* et *caesia* en Europe, *defessa* et *pubescens* en Amérique. Le deuxième groupe est caractérisé par la présence de plusieurs vibrisses au bord antérieur de la bouche; il compte *modesta*, *dupliciseta* et *serrata* en Europe, *latens* et *serrata* en Amérique. Il est à noter que les autres groupes du genre ne se trouvent pas dans les grottes.

16. *Heteromyiella atricornis* (Meig.). C'est une des espèces typiques, comme nous l'avons dit plus haut, et une des plus

anciennement connues des grottes. ROBINEAU-DESVOIDY (1841, p. 262) l'a décrite comme *Thelida vespertilionea* de la grotte d'Arcy-sur-Cure, France; et BIGOT (1858, p. 210) comme *Heteromyza Delarouzei* de la grotte de la Montagne noire, Tarn, France. HAMANN (1896, p. 143) la cite de la grotte Baradla en Hongrie; THALHAMMER (1899, p. 58) des grottes Pestere et Archiduc Joseph en Hongrie; BEZZI (1903, p. 12) de beaucoup de grottes d'Italie, Carniole et France; SCHMITZ (1909, p. 86) la cite des grottes de Hollande d'avril à novembre, et dit qu'elle fut récoltée aussi dans deux grottes de Crimée. La larve, qui vit dans le guano, mais aussi dans des matières animales en décomposition est décrite par BEZZI et SCHMITZ (1903 et 1909, II. c.). Les larves de *Blepharoptera*, citées d'une grotte de l'Ariège par ABEILLE DE PERRIN (1872, p. 15) appartiennent aussi probablement à cette espèce.

Le nom générique *Heteromyza* ne peut pas être employé pour cette espèce comme l'a montré COQUILLETT; HENDEL (1910, p. 309) a proposé le nouveau nom que nous venons d'employer ici.

17. *Lentiphora (Tephrochlamys) flavipes* (Zett.). Cette espèce, l'unique de son genre comprenant un assez grand nombre d'espèces, est citée de la grotte de Adelsberg par SCHIÖDTE (1849, p. 7) comme *Heteromyza*, en supposant qu'il ne l'ait pas confondu avec la précédente.

18. *Gymnomus troglodytes* Loew. Cette espèce très rare n'est connue jusqu'à présent que de trois grottes; l'exemplaire type de LOEW (1863, p. 38) dans une grotte de l'Autriche du Sud, et ceux de RÖDER (1897, p. 1) dans une grotte de Croatie et dans celle de Samograd en juillet. Les trois grottes données par le Dr JOSEPH (1882, p. 49) sont sujettes à caution.

Dans la collection de MM. RACOVITZA et JEANNEL la famille des Héléomyzides est assez richement représentée. Il est remarquable qu'elle manque presque complètement dans les grottes d'Algérie.



36. *Eccoptomera emarginata* (Loew).

*Département de la Haute-Garonne (France).* — Grotte de Marsoulas, à Marsoulas, cant. de Salies-du-Salat, 12 août 1906, n° 151 c, 1 ind. ♀.

*Distribution géographique.* — La distribution épigée coïncide avec celle endogée donnée plus haut ; car l'espèce n'a pas encore été trouvée à l'extérieur ; seulement le professeur STROBL la cite de Bosnie.

C'est la première fois que cette rarissime espèce est trouvée dans l'Europe occidentale.

37. *Oecothoa praecox* (Loew).

*Département de la Seine (France).* — Catacombes de Bicêtre, au Kremlin-Bicêtre, cant. de Villejuif, 1 janvier 1905, n° 132, 1 ind. ♀.

*Distribution géographique.* — Cette espèce extrêmement rare fut trouvée deux fois seulement en Allemagne et en Hollande, comme nous l'avons dit plus haut.

La petitesse de ses yeux est peut-être un caractère de troglobie.

38. *Heleomyza spectabilis* (Loew).

*Département de l'Ariège (France).* — Grotte de Niaux, à Niaux, cant. de Tarascon-sur-Ariège, 12 septembre 1909, n° 291, 1 ind. ♂.

Grotte de Hount-Santo, cant. d'Oust, 19 septembre 1909, n° 302 1 ind. ♂.

*Département de l'Aude (France).* — Grotte de l'Homme mort, à Rivel, cant. de Chalabre, 23 août 1906, n° 161 c, 1 ind. ♀.

*Distribution géographique.* — Autriche, Allemagne, France.

Voir plus haut sa distribution hypogée.

39. *Heleomyza serrata* (L.).

*Département de l'Ariège (France).* — Grotte de Niaux, à Niaux, cant. de Tarascon-sur-Ariège, 12 septembre 1909, n° 291 a, 1 ind. ♂.

*Département des Basses-Pyrénées (France).* — Petite grotte de Lecenoby, à Aussurucq, cant. de Mauléon, 1 janvier 1906, n° 129, 1 ind. ♀.

*Département de la Haute-Garonne (France).* — Grotte de l'Espugne, à Saleich, cant. de Salies-du-Salat, 13 août 1906, n° 153 a, 1 ind. ♀.

*Département des Hautes-Pyrénées (France).* — Grotte de l'Ours, à Lortet, cant. de La Barthe-de-Neste, 2 août 1905, n° 16, 1 ind. ♂.

Distribution géographique. — Toute l'Europe.

Nouvelle-Zemble.

Amérique du Nord : Groenland, Montana, Indiana, Wisconsin, Idaho.

Nous avons donné plus haut la dispersion de cette espèce très commune dans les grottes.

40. *Heteromyiella atricornis* (Meig.).

*Département de l'Ariège (France).* — Grotte de la Garosse, à La-Bastide-de-Sérou, cant. de La-Bastide-de-Sérou, 18 août 1906, n° 154 b, une larve très jeune.

Grotte de Lombrive ou des Echelles, à Ussat, cant. de Tarascon-sur-Ariège, 19 août 1906, n° 155, 5 larves et 3 pupaires.

Grotte de Tourtouse, à Tourtouse, cant. de Sainte-Croix, 9 août 1907, n° 209, 1 larve.

Ruisseau souterrain d'Aulot, à Saint-Girons, cant. de Saint-Girons, 14 septembre 1909, n° 293, 5 ind. ♂ et 5 ind. ♀.

Grotte inférieure du Queire, à Biert, cant. de Massat, 17 septembre 1909, n° 299, 11 ind. ♀.

Grotte de Hount-Santo, à Ustou, cant. d'Oust, 19 septembre 1909, n° 302 b, 1 larve.

*Département de l'Aude (France).* — Grotte de l'Homme mort, à Rivel, cant. de Chalabre, 23 août 1906, n° 161 b, 2 ind. ♀.

*Département des Basses-Pyrénées (France).* — Grotte d'Izeste ou d'Arudy, à Arudy, cant. d'Arudy, 6 septembre 1905, n° 71 f, 3 ind. ♂ et 15 ind. ♀. Un individu anormal (n° 71 h) mal conservé, présente le chète court et épais. En outre 21 larves (n° 74) adultes et jeunes.

*Département du Gard (France).* — Baoumo de Pasques, à Collias, cant. de Remoulins, 1 septembre 1909, n° 284, 1 ind. ♀, avec abdomen beaucoup foncé.

*Département de la Haute-Garonne (France).* — Grotte de Marsoulas, à Marsoulas, cant. de Salies-de-Salat, 12 août 1906, n° 151 d, 4 jeunes larves.

*Département des Pyrénées-Orientales (France).* — Barranc du Pla de Périllos, à Périllos, cant. de Rivesaltes, 28 mai 1906, n° 149, 1 ind. ♀.

Grotte de Sainte-Madeleine, à Saint-Paul-de-Fenouillet, cant. de Saint-Paul-de-Fenouillet, 18 juin 1909, n° 271 a, 4 ind. ♂ et 2 ind. ♀ ; en outre n° 271 d, 6 larves à divers degrés de développement.

*Provincia d'Oviedo (Espagne).* — Cueva del Pindal, à Pimiango, part. de Llanes, 16 août 1909, n° 313, 7 ind. ♂ et 6 ind. ♀.

*Province d'Alger (Algérie).* — Rharr Ifri, au Djebel Bou Zegza, comm. de Saint-Pierre-Saint-Paul, 12 septembre 1906, n° 168, 5 jeunes larves de détermination douteuse.

**Distribution géographique.** — Europe : Angleterre, France, Allemagne, Hollande, Autriche, Italie, Espagne.

Afrique du Nord : Algérie, île de Madère.

C'est l'espèce typique des cavernes à guano, dont nous avons donné plus haut la distribution hypogée. Elle devrait être considérée comme un vrai troglobie, car la larve se trouve très fréquemment dans les grottes.

**Sciomyzidae.**

Cette famille ne compte qu'un représentant occasionnel dans *Lunigera chaerophylli* (Fabr.), que le Dr ABSOLON a trouvé dans une grotte ouverte de Moravie, en juillet (BEZZI, 1907, p. 182).

**Sepsidae.**

On n'avait pas encore signalé de captures de ces Diptères dans les grottes; la collection Biospeologica renferme une espèce.

**41. Piophila casei (L.)**

*Province d'Alger (Algérie).* — Ifri Semedane, à Aït-Abd-el-Ali, comm. de Djurjura, 24 septembre 1906, n° 173 b. 1 ind. ♂.

Distribution géographique. — Toute l'Europe.

Afrique du Nord : Egypte, Madère.

Amérique du Nord : du Groenland et l'Alaska au Nouveau Mexique.

C'est la bien connue et presque cosmopolite mouche du fromage; sa présence dans une grotte est purement occasionnelle.

**Ephydriidae.**

Dans cette grande famille nous trouvons aussi un unique exemple de captures souterraines, dans la *Scatella quadrata* (Fall.), que le Dr ABSOLON a trouvée dans une grotte ouverte de Moravie, en juillet (BEZZI, 1907, p. 182).

**Drosophilidae**

Bien que cette famille compte beaucoup d'espèces qui se trouvent dans les maisons et même dans les caves, nous avons un seul exemple dans *Drosophila funebris* (Fabr.) que le Dr SPEISER (1910, p. 68) donne des fosses de Palmnicken, Allemagne.

**Geomyzidae.**

Jusqu'à présent on connaît de cette famille les deux suivantes :

1. *Chiromyia flava* (L.). BEZZI (1903, p. 13) la donne de la grotte Percée, Arcy, France.

2. *Chiromyia oppidana* (Scop.). Citée de la grotte de Adelsberg par SCHIÖDTE (1849, p. 7) comme *Sapromyza chrysophthalma* Zett.

**42. *Chiromyia flava* (L.)**

*Département des Basses-Pyrénées (France).* — Grotte d'Izeste ou d'Arudy, à Arudy, cant. d'Arudy, 6 septembre 1905, n° 71 c, 15 ind. ♂.

Distribution géographique. — Toute l'Europe.

Afrique du Nord : Egypte.

Amérique du Nord : New-Jersey, New-Hampshire, New-York.

Les espèces de ce genre fréquentent les maisons et les étables ; leur présence dans les grottes est sûrement occasionnelle.

**43. *Chiromyia oppidana* (Scop.) [*lutea* (Fall.).]**

Même grotte que la précédente, n° 71 b, 10 ind. . .

Distribution géographique. — Toute l'Europe, de la Suède à l'Italie.

Occasionnelle. Il est digne de remarquer que tous les exemplaires de la précédente étaient des mâles et ceux de la présente des femelles, bien qu'il fussent tous trouvés ensemble.

**Milichiidae.**

Nous avons dans cette famille l'unique exemple de la *Pholeomyia leucozona* Bil., que BILIMEK (1867, p. 901) a trouvé dans la grotte Cocahuamilpa au Mexique. La collection renferme une espèce.

44. *Desmometopa latipes* (Meig.).

*Province d'Alger (Algérie).* — Ifri Ivenan, à Oulad ben Dahmane, comm. de Palestro, 15 septembre 1906, n° 170 a, 1 ind. ♂.

*Distribution géographique.* — Suède, Angleterre, Hollande, France, Allemagne, Autriche,

Amérique du Nord : District Colombie, Philadelphie.

Selon HOWARD la larve vit dans les excréments humains.

Sa présence dans les grottes est occasionnelle.

**Diptera pupipara.**

Dans ce groupe ne se trouvent que des espèces occasionnelles, qui vivent dans les grottes en ectoparasites des chauves-souris. Comme dans la collection Biospeologica ne se trouvent aucun de ces Diptères, je ne les énumérerai pas ici.

**APPENDICE**

Je donne ici l'énumération de quelques Diptères que M. le Dr ABSOLON a recueillis dans les grottes des Balcons, et dont les exemplaires se trouvent dans le « Mährisches Landesmuseum » de Brünn. Les espèces sont énumérées d'après les grottes où elles furent récoltées.

1. MORAVIE. Prohart u obrézha, 19 août 1907.

*Bolitophila cinerea* Meig. 18 ind. ♀.

*Heleomyza serrata* (L.) 1 ind. ♂.

2. HERZÉGOVINE. Kranachi ponor. 1903.

*Limonia tripunctata* (Fabr.) 3 ind. ♂ et 3 ind. ♀. Espèce non encore capturée dans les grottes. Elle est répandue dans toute l'Europe, et est citée aussi de la Colombie britannique dans l'Amérique du Nord.

3. BOSNIE. Grotte Gorednica, 12 septembre 1908.

*Petaurista annulata* (Meig.) 1 ind. ♂.

*Aphiochaeta rufipes* (Meig.) 1 ind. ♂.

*Phora aptina* Schin. 2 ind. ♂.

4. BOSNIE. Grotte Golubica, 12 septembre 1908.

*Lycoria Absoloni* n. subsp. 1 ind. ♂ et 3 ind. ♀ et plusieurs larves.

*Petaurista maculipennis* (Meig.) 5 ind. ♂, 4 ind. ♀ et 5 larves.

*Limosina Racovitzae* n. sp. 1 ind. ♀ ; en outre 2 pupaires d'une espèce indéterminée.

*Heteromyiella atricornis* (Meig.) 6 ind. ♂ et 1 pupaire.

En outre la larve d'un coléoptère du genre *Laemostenus*.

5. BOSNIE. Petite grotte chez Tramih, 9 octobre 1908.

*Culex pipiens* L. 5 ind. ♂.

6. BOSNIE. Grotte près Han Buloz.

*Psychoda phalaenoides* (L.) 1 ind. ♂.

7. BOSNIE. Petite Fehren Ninle près la station de Iran, 12 octobre 1908.

*Lycoria* sp. 1 ind. ♀.

8. BOSNIE. Grotte Megara, 13 octobre 1908.

*Rhymosia fenestralis* (Meig.), 1 ind. ♂.

*Limonia nubeculosa* (Meig.), 1 ind. ♂.

*Petaurista regelationis* (L.), 1 ind. ♂.

*Heleomyza serrata* (L.). 1 ind. ♂, tout couvert d'acariens.

*Heteromyiella atricornis* (Meig.) 1 ind. ♂.

### AUTEURS CITÉS

1872. ABEILLE DE PERRIN (E.). Etudes sur les Coléoptères cavernicoles.  
(Marseille, Olive, 41 pp.)
1907. ADAMS (C. F.). New species of *Mycetophila* (Banta, *The fauna of Mayfield's Cave*, Carnegie Inst. Publ., n° 67, p. 37).
1896. ALDRICH (J. M.). A Collection of Diptera from Indiana Caves.  
(21 ann. Rep. Depart. of Geol. of Indiana, pp. 186-190, 3 fig.).
1908. ALDRICH (J. M.) et DARLINGTON (P. S.). The Dipterous Family Helomyzidae. (Trans. am. ent. Soc., vol. XXXIV, pp. 67-100, pl. 14).

1889. BECKER (Th.). Neue Dipteren aus Dalmatien, gesammelt auf eine Reise in Mai 1889. (*Berlin. entom. Zeitschr.*, vol. XXXIII, pp. 335-346, 4 fig.).
1901. — Die Phoriden (*Abhandl. zool. bot. Ges. Wien*, vol. I, pp. 1-100, 5 pl., 1 fig.).
1875. BEDEL (L.) et SIMON (E.). Liste générale des articulés cavernicoles d'Europe (*Journ. de Zool. publ. par Gervais*, vol. IV, 69 pp.).
1903. BEZZI (M.). Alcune notizie sui ditteri cavernicoli. (*Riv. ital. di Speleologia* vol. I, pp. 8-16).
1907. — Ulteriori notizie sulla Ditterofauna delle caverne. (*Atti Soc. ital. Sci. nat.*, vol. XLVI, pp. 177-187).
1858. BIGOT (J. M. F.). Description de la *Heteromyza Delarouzzii*. (*Bull. Soc. ent. Fr.*, sér. 3, vol. 6, pp. 249-253).
1867. BILMEK (D.). Fauna der grotte Cacahuamilpa in Mexico (*Verh. zool. bot. Ges. Wien*, vol. XVII, pp. 901-908).
1901. BRUES (Ch. Th.). Two new myrmecophilous genera of aberrant Phoridae from Texas. (*Amer. Naturalist*, vol. XXXV, pp. 337-356, 11 fig.).
1902. — New and little-known guests of the texan legionary ants. (*Amer. Naturalist*, vol. XXXVI, pp. 365-378, 7 fig.).
1903. — A Monograph of the North American Phoridae. (*Trans. am. ent. Soc.*, vol. XXIX, pp. 331-404, pl. 5-9).
1906. — Two new species of Phoridae. (*Bull. Wisconsin. N. H. Mus.*, vol. IV, pp. 100-102).
1897. COQUILLETT (D. W.). Diptera from the Mammoth Cave. (*Amer. Naturalist*, vol. XXXI, pp. 384-387).
1904. CZERNY (L.). Revision der Helomyziden I. Teil. (*Wien. entom. Zeit.*, vol. XXIII, pp. 199-244 et 263-286, pl. 2).
1909. DAHL (Fr.). Die Gattung *Limosina* und die biocönotische Forschung. (*Sitzungsber. der Ges. Naturf. Fr.*, vol. 1909, pp. 360-377).
1906. ENSLIN (E.). Die Lebensweise der Larve von *Macrocera fasciata* Meig. (*Zeitschr. für wiss. Insektenbiol.*, vol. XI, pp. 251-253).
- 1906 a. — Die Höhlenfauna des fränkischen Jura. Ein Beitrag zur Kenntniss derselben. (*Abh. d. naturh. Ges. Nürnberg*, vol. XVI, pp. 297-361, pl. 25-26).
1904. FLORENTIN (R.). La Faune des grottes de Sainte-Rème. (*Feuille jeun. Natur.*, vol. 34, pp. 176-179).
1874. FRIES (S.). Die Falkensteiner Höhle, ihre Fauna und Flora. Ein Beitrag zur Erforschung der Höhlen im schwäbischen Jura mit besonderer Berücksichtigung ihrer lebenden Fauna. (*Jahresh. d. Ver. f. Nat. Naturk. Württenb.*, vol. 29, pp. 86-163).



1892. GARMAN (H.). An undescribed Larva from Mammoth Cave. (*Science*, vol. XX, pp. 136-140, 3 pl.).
1906. GHIDINI (A.). Note speleologiche. I. Dieci caverne del bacino del Ceresio. Bibliografia, descrizione, fauna. (*Boll. Soc. tic. Sci. Nat.*, vol. III, pp. 14-25). Publié en 1907.
1884. GRZEGORZEK (A.). Beitrag zur Dipterenfauna Galiziens, Kaiserthum Oesterreich. (*Berl. ent. Zeitschr.*, vol. XXVIII, pp. 245-264, vol. XXIX, pp. 49-79 et 193-198).
1896. HAMANN (O.). Europäische Höhlenfauna. Eine Darstellung der in den Höhlen Europas lebenden Tierwelt mit besonderer Berücksichtigung der Höhlenfauna Krains. (*Jena, Costenoble*, 266 pp., 5 pl.).
1910. HENDEL (F.). Ueber die Nomenklatur der Acalyptraten Gattungen nach Th. Beckers Katalog der päalarktischen Dipteren, Bd. 4. (*Wien. ent. Zeit.*, vol. XXIX, pp. 307-313).
1907. HOLMGREN (N.). Monographische Bearbeitung einer schalentragenden Mycetophiliden-larve (*Mycetophila ancyliformans* n. sp. (*Zeitschr. wiss. Zool.*, vol. LXXXVIII, pp. 1-77, 5 pl., 2 fig.).
1880. HUBBARD (H. G.). Two days collecting in the Mammoth Cave, with contributions to a study of its fauna. (*Amer. ent.*, vol. III, pp. 34-40, 79-80 et 19-24).
1907. JEANNEL (R.) et RACOVITZA (E.-G.). Énumération des grottes visitées 1904-1906 (1<sup>re</sup> série). (*Arch. Zool. expér.*, vol. XXXVI, pp. 489-536).
- 1908 — Le même. 1906-1907 (2<sup>e</sup> série) (*l. c.*, vol. XXXVIII, pp. 327-414).
- 1910 — Le même. 1908-1909 (3<sup>e</sup> série) (*l. c.*, vol. XLV, pp. 67-185).
1909. JOHANSEN (O. A.). Diptera. Fam. Mycetophilidae. (*Wytzman, Gen. insect.*, fasc. 93, 141 pp., 7 pl.).
1881. JOSEPH (G.). Erfahrungen im wissenschaftlichen Sammeln und Beobachten der den Krainer Tropfsteingrotten eigenen Arthropoden. (*Berl. ent. Zeitschr.*, vol. 25, pp. 233-282).
- 1882 — Arthropoden der Krainer Tropfsteingrotten. (*l. c.*, vol. 26, pp. 1-50).
1862. LOEW (H.). Ueber die europäischen *Helomyzidae* und die in Schlesien vorkommenden Arten derselben. (*Schles. Zeitschr. f. Entom.*, vol. XIII (1859) pp. 3-80).
1863. — *Gymnomus troglodytes*, eine neue österreichische Fliegengattung. (*Wien. ent. Monatschr.*, vol. VII, pp. 36-38).
1892. LYNCH ARRIBALZAGA (F.). Dipterologia argentina. Mycetophilidae. (*Bol. Acad. nac. Cienc. Cordoba*, vol. XII, pp. 377-436 et 471-483. *Buenos-Ayres*, pp. 75, 2 pl.).

1907. MELJERE (J. C. H. de). Eerste Supplement op de nieuwe naamlijst van nederlandsche Diptera. (*Tijdschr. v. entom.*, vol. 4, pp. 151-195, pl. 4).
1892. MIK (J.). Rezension der Arbeit von Röder. (*Wien. entom. Zeit.*, vol. XI, p. 120).
- 1892 a. — Dipterologische Miscellen (2<sup>e</sup> série). 4. Ueber Dipteren in Höhlen. (l. c., p. 181).
1886. OSTEN SACKEN (C. R.). Characters of the larvae of Mycetophilidae. (*Heidelberg*, 29 pp., 1 pl.).
1889. PACKARD (A. S.). The cave fauna of North America with remarks on the Anatomy of the brain and origin of the blind species. (*Mem. Nat. Acad. Sci.*, vol. V, 156 pp., 27 pl.).
1910. PAYNE (F.). Forty-nine generations in the dark. (*Biol. Bull.*, vol. XVIII, pp. 188-190).
1907. RACOVITZA (E.-G.). Essai sur les problèmes biospéologiques. (*Arch. Zool. expér.*, vol. XXXVI, pp. 371-488).
1841. ROBINEAU-DESVOIDY (A. J. B.). Mémoire sur trois espèces nouvelles de Malacomydes. (*Ann. Soc. ent. Fr.*, vol. X, pp. 251-262).
1891. RÖDER (V. von). Dipteren gesammelt von Herrn F. Grabowsky in der Bielshöhle und neuen Baumannshöhle (Tropsteinhöhlen) im Harz. (*Entom. Nachr.*, vol. XVII, pp. 346-347).
1897. — Ueber die Dipteren-Gattung *Gynnumus* Löw. Gehört dieselbe zu den Höhlen-Insecten? In welcher Stellung befindet sich dieselbe zu den übrigen Helomyzidae? (*Festschr. Ver. schles. Insektenk. Breslau*, 5 pp.).
1880. RONDANI (G.). Species italicæ ordinis dipterorum (Muscaria Rudn). collectæ et observatæ. Stirps XXV *Copromyzinae* Zett. (*Bull. soc. ent. ital.*, vol. XII, pp. 3-45).
1897. SCHENKLING-PRÉVOT. Höhleninsekten. II Höhlenbewohnende Kerfe aus der Ordnung der Dipteren, Neuropteren, Orthopteren und Thysanuren. (*Ill. Wochenschr. f. Ent.*, vol. 2, pp. 179-183).
1854. SCHNER (J. R.). Fauna der Adelsbergen-Lueger und Magdalenen-grotte. In SCHMIDT, Die Grotten und Höhlen von Adelsberg, etc. (*Wien. Braunmüller*, 316 pp., 15 pl.).
1864. — Fauna austriaca. Die Fliegen. (Diptera) II Theil. (*Wien, Gerold*, XXXII, 658 pp.).
1849. SCHODTE (J. C.). Specimen faunæ subterraneæ. Bidrag til den underjordiske Fauna. (*Kjöbenhavn, Luno*, 39 pp., 4 pl.).
1909. SCHMITZ (H.). Die Insectenfauna der Höhlen von Maastricht und Umgegend. Unter besonderer Berücksichtigung der Dipteren. (*Tijdschr. v. Entom.*, vol. LII, pp. 62-95, pl. 8).

1888. SKUSE (Fr. A. A.) Diptera of Australia. Part III. The Mycetophilidae. (*Proc. linn. Soc. N. S. W.*, 2 ser., vol. 3, pp. 1123-1222, pl. 31-32).
1910. SPEISER (P.). Die Dipteren in BRAUN (M.) Ueber niedere Tiere aus den Bernsteingruben zu Palmnicken. (*Schrift phys. ökon. Ges. z. Königsberg*, vol. 41, pp. 67-69).
1900. STROEL (G.). Dipterenfauna von Bosnien, Hercegovina und Dalmatien. (*Wiss. Mittheil. aus Bosn. u. Herceg.*, vol. VII, pp. 552-670).
1904. — Neue Beiträge zur Dipterenfauna der Balkanhalbinsel. (*I. c.*, vol. IX, pp. 519-581).
1899. THALHAMMER (J.). Fauna regni Hungariae. Animalium Hungariae hucusque cognitorum enumeratio systematica. Diptera. (*Budapest. R. soc. sci. nat. hung.*, 76 pp.).
1900. VIRE (A.). La faune souterraine de France. (*Paris*, Baillière, 158 pp., 4 pl.).
1898. WANDOLLECK (B.). Die Stethopathidae, eine neue flügel- und schwingerlose Familie der Diptera. (*Zool. Jahrbüch.*, vol. XI, pp. 412-441, pl. 25-26).
1900. WASMANN (E.). *Termitoxenia*, ein neues flügelloses, physogastres dipterengenus aus Termitennestern. 1 Theil. Aussere Morphologie und Biologie. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, vol. LXVII, pp. 599-617, pl. 33).
1902. — Zur näheren Kenntnis der termitophilen Dipterengattung *Termitoxenia* Wasm. (*Verh. V intern. Zool. Congress Berlin*, pp. 852-872, 1 pl.).
1867. WINNERTZ (J.). Beiträge zu einer Monographie der Sciarinen. (*Verh. zool. bot. Ges. Wien*, 187 pp., 1 pl.).
1901. YERBURY (J. W.). Balearic insects Diptera. (*Ent. monthl. Mag.*, vol. XXXVII, pp. 272-274).



# RECHERCHES PHYSIOLOGIQUES

## SUR LES

# INSECTES AQUATIQUES

PAR

P. PORTIER

Directeur-adjoint du Laboratoire de Physiologie de la Faculté des Sciences,  
Professeur à l'Institut Océanographique.

### TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION .....	20
Plan du travail .....	23
PARTIE I. RECHERCHES SUR LA DIGESTION DES DYTISCIDES ET DES HYDROPHILIENS.....	26
Chapitre I. <i>Digestion des larves des Dytiscides.</i>	
Anatomie de l'appareil digestif (p. 99). — Larve du <i>Dytiscus marginalis</i> (p. 96). — Larve	96
d' <i>Hydaticus (Acilus) sulcatus</i> L. (p. 107). — Larve du <i>Cybisteter lateri-marginalis</i> (de Geer)	107
Histologie de l'appareil digestif.....	114
Physiologie de l'appareil digestif.....	141
Chapitre II. <i>Digestion des Dytiscides (Imagines).</i> .....	141
Anatomie de l'appareil digestif du <i>Dytiscus marginalis</i> L. (p. 141). — Histologie de l'appareil	
digestif (p. 148). — Physiologie de l'appareil digestif.....	151
Etude des phénomènes chimiques de la digestion des Dytiscides (Larves et Imagines).....	168
Résumé des phénomènes digestifs des Dytiscides. Comparaison de l'insecte parfait et de la	
larve .....	170
Chapitre III. <i>Digestion des Hydrophiliens (Larves et insectes parfaits).</i> .....	172
Digestion des larves (p. 173). — Anatomie de l'appareil digestif (p. 173). — Histologie de	
l'appareil digestif (p. 178). — Physiologie de la digestion .....	175
Digestion des <i>Imagines</i> (p. 178). — Anatomie de l'appareil digestif (p. 178). — Histologie...	181
PARTIE II. RECHERCHES SUR LE MÉCANISME D'ADAPTATION DE L'APPAREIL RESPIRATOIRE DES	
TRACHÉATES AU MILIEU AQUATIQUE.	
But du travail.....	184
Modifications anatomiques apportées au système trachéen par l'habitat aquatique.....	186
Généralités sur les phénomènes de respiration externe des insectes aquatiques.....	189
Etude de quelques larves apneustiques (p. 193). — <i>Nymphula stratiotata</i> (p. 195). — Larves	195
de Phryganes (p. 200). — Larves d'Odonates.....	201
Etude de larves et insectes parfaits respirant toute leur vie l'air en nature au moyen de stig-	
mates .....	225
Larves de Dytiscides .....	226
Etude expérimentale du rôle de l'appareil stigmatique, de la prétrachée et de l'appareil	
d'occlusion .....	240

Intoxication et infection des larves aquatiques par les stigmates.....	252
Larves des Hydrophilides.....	258
Etude des Dytiscides à l'état d' <i>imagines</i> .....	265
Etude des Hydrophilides à l'état d' <i>imagines</i> .....	273
Etude expérimentale du revêtement hydroluge.....	279
Etude de la coque à œufs de l' <i>Hydrocharis caraboides</i> .....	290
Les chenilles d' <i>Hydrocampa</i> et leurs fourreaux.....	298
Etude de l'appareil respiratoire des larves d'Estre.....	304
Application des notions acquises. Destruction <i>in vivo</i> des larves d'Estre et plus généralement de tous les trachéates endo-parasites.....	316
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES.....	369
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.....	372
EXPLICATION DES PLANCHES.....	377

## INTRODUCTION

Ce travail est le résultat de plusieurs années de recherches sur les insectes aquatiques. Il ne représente pas la totalité des documents que j'avais réunis. Je ne publie aujourd'hui que ceux qui forment un faisceau assez homogène pour concourir à la solution de deux ou trois questions bien définies qui sont énoncées dans les pages qui suivent.

Les documents qui n'ont pas été mis en œuvre ici seront utilisés prochainement.

Plusieurs raisons m'ont incité à entreprendre des recherches sur les *Insectes aquatiques* : en quelques mots, je vais exposer les principales. Il y a quelques années déjà, le Prince de Monaco m'a fait le grand honneur de me confier l'enseignement de la physiologie des animaux marins. Retenu pendant la plus grande partie de l'année à Paris, par mes fonctions à la Faculté des Sciences, j'ai choisi l'étude d'un groupe d'animaux aquatiques pour lequel le facteur *salinité* est d'importance minime ou même nulle : la plupart des insectes aquatiques peuvent, en effet, être revendiqués avec autant de raison par les océanographes ou par les limnologues. Revêtus d'un test chitineux épais, beaucoup d'entre eux peuvent passer indifféremment de l'eau douce dans l'eau de mer et réciproquement ainsi que Plateau l'a bien établi depuis plus de trente ans.

HENNEGUY (1904) dans son récent traité revient sur cette

question et voici l'opinion exprimée par cet auteur si compétent en ces matières. « Les Coléoptères d'eau douce peuvent résister « indéfiniment dans l'eau de mer ; il en est de même d'autres « Insectes, tels que les Diptères à l'état larvaire. On trouve, « en effet, dans les marais salants, dont l'eau, dans certains « compartiments, est saturée de sels, une faune entomologique « très variée, renfermant plusieurs espèces de Gyrinides, des « larves de Diptères nombreuses, entre autres des larves de « *Stratiomys*, quelquefois en quantité considérable ; ces larves « vivent dans les eaux à tous les degrés de salure. »

Comme l'a montré Plateau, ce sont surtout les insectes à revêtement chitineux épais qui passent facilement et impunément de l'eau douce dans l'eau de mer *et vice versa*, mais les récents et intéressants travaux de SERGENT (1909) ont montré que les délicates larves de Moustiques pouvaient elles-mêmes s'adapter rapidement à des conditions de salinité très différentes. Cet auteur a décrit en effet, en 1903 sous le nom de *Culex mariae*, un « Moustique algérien, dont les larves vivent « dans l'eau de mer jetée par les tempêtes dans les anfractuosités des falaises littorales. »

Cette espèce qui a été retrouvée à Malte et à Gibraltar passe facilement sa vie larvaire dans l'eau de mer, qui, par évaporation, peut atteindre une salure de 60 p. ‰ en chlorure de sodium, c'est-à-dire une salure double de la normale.

Et d'autre part, au bout d'une seule génération, les mêmes larves s'adaptent à vivre dans l'eau douce.

Ces quelques exemples choisis parmi une infinité d'autres m'autorisent, je pense, à affirmer que le facteur « salinité » est très contingent en ce qui concerne les insectes et qu'il n'existe sans doute pas un autre groupe qui présente d'aussi grands avantages d'expérimentation pour un laboratoire d'océanographie situé loin des côtes.

Les travaux de Regnard sur l'influence de la pression sur les animaux aquatiques, ceux de Thoulet sur les fonds marins ont été poursuivis en dehors de toute préoccupation de salinité ;

leurs résultats sont cependant directement applicables au milieu marin.

Un second motif m'a décidé dans le choix de ce travail. L'entomologie a toujours eu pour moi un puissant attrait. Des circonstances favorables ont permis à ce penchant inné de se développer chez moi. Qu'il me soit permis ici de donner un souvenir ému aux amis et aux savants qui ont guidé mes premiers pas.

Dès l'âge de dix ans, peut-être plus tôt, le Dr Cartereau m'accueillait avec bonté, m'enseignait la pratique des éducations des larves et montrait à mes yeux ravis les insectes nouvellement éclos et radieux dans leur parure intacte.

Savant modeste, mais apprécié de ses collègues plus en vue, son accueil cordial attirait souvent chez lui les notabilités entomologiques. Léon Fairmaire, l'éminent président honoraire de la Société entomologique, Berce, le professeur Laboulbène dont je devais retrouver plus tard les encouragements et l'enseignement à Paris.

Lorsque je dus quitter ma petite ville natale pour poursuivre mes études au lycée de Troyes, j'eus le bonheur de trouver dans ce centre plus important, deux entomologistes aussi érudits que modestes : M. Jourd'heuille, juge au tribunal civil, et l'abbé d'Antessanty, aumônier du lycée.

Notre passion commune pour l'histoire naturelle nous fit bien vite oublier que nos âges différaient sensiblement. Que d'agréables et instructives excursions faites en commun et dont le souvenir me sera toujours précieux !

Ces plaisirs que j'avais longtemps considérés comme une simple diversion à des occupations plus ardues me permirent d'acquérir des connaissances variées et précises dont je reconnus tout le prix, lorsque je résolus de poursuivre l'étude physiologique des insectes aquatiques.

La récolte des animaux d'expérience est souvent confiée à des mains étrangères. C'est là, à mon avis, une grave erreur. Avant d'étudier les animaux dans le laboratoire, il faut, aussi



souvent que possible, les observer *chez eux*, en toute liberté. Que de précieuses suggestions fournies par ce travail dans la nature ! Que de phénomènes incompréhensibles lorsqu'on n'a pas passé de longues journées à admirer les animaux dans un état de liberté complète et que de moments délicieux utilement perdus dans cette contemplation !

Les insectes dont j'avais besoin pour mes recherches, les larves notamment sont souvent rares : si j'ai pu, non sans peine, mais presque à coup sûr, me procurer ces matériaux de travail, c'est grâce aux connaissances entomologiques acquises au contact des savants amis que j'ai nommés ; presque tous, hélas, ont disparu et je ressens encore cruellement la récente perte de mon vénéré ami M. Jourd'heuille. De ces compagnons de mes premières études, un seul et des plus chers me reste : M. d'Antessanty ; j'espère que longtemps encore il sera conservé à mon affection.

## PLAN DE TRAVAIL

Le point de vue général auquel je me suis placé est le suivant :

Les insectes sont des animaux essentiellement aériens. Certains d'entre eux, soit à l'état de larve, soit à l'état d'*imago* ont gagné le milieu aquatique dans le but, semble-t-il, d'y trouver une nourriture abondante. Plongés dans ce milieu, ils vont se trouver en butte à deux difficultés : dévorer leurs proies sans introduire d'eau dans leur tube digestif, respirer sans introduire d'eau dans leurs trachées.

On voit donc que, tout naturellement, cette étude se trouve divisée en deux parties. La première traite de la préhension des aliments. Elle montre que des adaptations très spéciales se sont produites dans cette voie chez les insectes. Une des plus curieuses est celle que présente les larves des Dytiscides qui, ponctionnant leur proie au moyen de crochets acérés,

injectent ensuite dans sa cavité un liquide digestif qui est aspiré de nouveau après avoir dissous les parties molles de la proie.

Les phénomènes chimiques de la digestion ne sont traités que d'une manière succincte. Je pense que ce doit être une des principales qualités du biologiste de s'adapter à son sujet, et, pour en tirer le meilleur parti possible, d'en apercevoir les parties accessibles.

La récolte de quantités suffisantes de sucs digestifs présente des difficultés presque insurmontables chez les insectes aquatiques en raison de leur taille modeste et de leur peu d'abondance. Réservons-nous donc de traiter plus complètement cette question en faisant usage des espèces de grande taille qui nous offriront des conditions plus favorables. Les points principaux de la question ont d'ailleurs été élucidés par des recherches antérieures.

La deuxième partie traite des mécanismes par lesquels les insectes aquatiques parviennent, sans inconvénient, à réapprovisionner leurs tissus en oxygène dans les conditions défavorables où ils sont placés.

L'appareil respiratoire s'est modifié suivant les circonstances, et ces modifications sont fonction du degré de pollution des eaux. — Les deux types principaux sont étudiés successivement : celui des larves vivant dans les eaux très impures et qui, ayant complètement fermé leurs stigmates, respirent par des branchies ; celui, enfin, de la grande majorité des larves et de tous les insectes parfaits qui conservent des stigmates perméables, mais en modifiant d'une manière plus ou moins profonde leur nombre, leur situation et leur structure.

J'ai cherché à pénétrer l'essence de ces formes multiples, à en dégager la partie essentielle, et je suis parvenu à donner une explication simple du mode de protection des stigmates contre l'envahissement de l'eau.

Le mécanisme se ramène à des phénomènes connus de capillarité et de tension superficielle. Il est général, car il existe même pour les coques à œufs des *Hydrophilides*.

Si la solution obtenue pour le problème posé est bonne, elle doit permettre d'obtenir à coup sûr un liquide capable d'envahir les trachées et de provoquer la destruction des insectes nuisibles.

C'est là une question fort importante en raison du rôle considérable attribué aux insectes, par les découvertes récentes, dans la propagation des maladies infectieuses.

On verra qu'elle a été résolue ; les larves de *Gastrophilus* qui comptent parmi celles dont les stigmates sont le mieux protégés peuvent être rapidement détruites.

Les moyens empiriques employés jusqu'alors n'avaient pu aboutir à ce résultat.

Qu'il me soit permis en terminant cet exposé d'offrir à mon cher Maître, M. Dastre, Membre de l'Institut et Professeur à la Sorbonne, l'assurance de mes sentiments de respectueuse et bien vive gratitude.

Depuis de longues années, je travaille à ses côtés ; je me suis efforcé de conduire ces recherches avec méthode, de les exposer avec clarté ; si j'y suis quelque peu parvenu, je le dois à son enseignement, à ses méthodes de travail dont je me suis efforcé de me pénétrer.

Je désire encore assurer de ma sincère reconnaissance :

M. Henneguy, Membre de l'Institut, Professeur au Collège de France, qui, au début de mes études scientifiques m'a reçu dans son laboratoire et m'a initié à la technique histologique qui m'a été si utile depuis, et particulièrement au cours de ce travail ;

M. Gabriel Bertrand, Professeur à la Sorbonne qui, depuis plus de quinze ans, n'a cessé de me prodiguer avec une parfaite affabilité les plus précieux conseils ;

M. Pruvôt, Professeur à la Sorbonne et M. Racovitza, sous-directeur du laboratoire de Banyuls, qui ont bien voulu accueillir ce trop long mémoire dans leurs Archives justement réputées.

Je désire assurer tout particulièrement de ma gratitude mon excellent ami M. Racovitza pour toute la peine qu'il a prise pour diriger l'impression de mon travail.

M. le Dr Commandon, directeur des services scientifiques de la maison Pathé, a bien voulu me prêter le concours de son expérience pour enregistrer par le cinématographe les diverses phases de la lutte des larves de Dytiscides avec leurs proies ; il a eu l'amabilité de m'offrir deux photographies reproduisant fidèlement l'attitude de ces larves à l'affût.

Livré à mes seules ressources, il m'eût été impossible de donner des figures suffisantes des phénomènes que je voulais représenter, aussi, c'est un agréable devoir pour moi de reconnaître l'utile concours que j'ai reçu de la part de Mlle Charlot et de M. Cassas ; ils ont été souvent pour moi de véritables collaborateurs, je leur offre tous mes remerciements.

## PREMIÈRE PARTIE

---

# Recherches sur la digestion des Dytiscides et des Hydrophilides

## CHAPITRE PREMIER

### DIGESTION DES LARVES DES DYTISCIDES.

#### I. — Anatomie de l'appareil digestif.

##### A. LARVE DU *Dyticus marginalis*. L.

Je prendrai comme type la larve du *Dyticus marginalis*. L. Je vais décrire avec précision son appareil digestif au point de vue morphologique et physiologique et je passerai ensuite rapidement en revue les larves les plus communes de quelques autres Coléoptères de la même famille, notamment celles des genres *Acilus* et *Cybisteter*, qui, comme on le verra, ne diffèrent de celles du *Dyticus* que par quelques détails d'organisation.

APERÇU DE L'ANATOMIE EXTERNE. — La larve du Dytique appartient au type *campodéiforme* ainsi nommé, parce qu'il rappelle les Thysanoures du genre *Campodea*. Ces larves campodéiformes sont celles qu'on s'accorde à considérer comme représentant le type le plus primitif, la souche commune des autres insectes.

Au premier abord, et à un examen très superficiel, cette larve ressemble à un petit Crustacé. Arrivée à toute sa taille, elle peut atteindre une longueur de six à sept centimètres. Elle comprend une tête d'une forme très caractéristique sur laquelle nous allons revenir, suivie de onze anneaux qui diminuent progressivement de grosseur du premier au dernier. Les trois premiers portent chacun une longue paire de pattes garnies de poils chitineux ; ce sont des rames articulées avec lesquelles l'animal se meut assez rapidement dans l'eau où il vit ;

elles lui servent aussi à s'accrocher aux plantes aquatiques.

La moitié supérieure ou tergale de chaque anneau est recouverte d'une plaque de chitine dure en forme de selle. La moitié

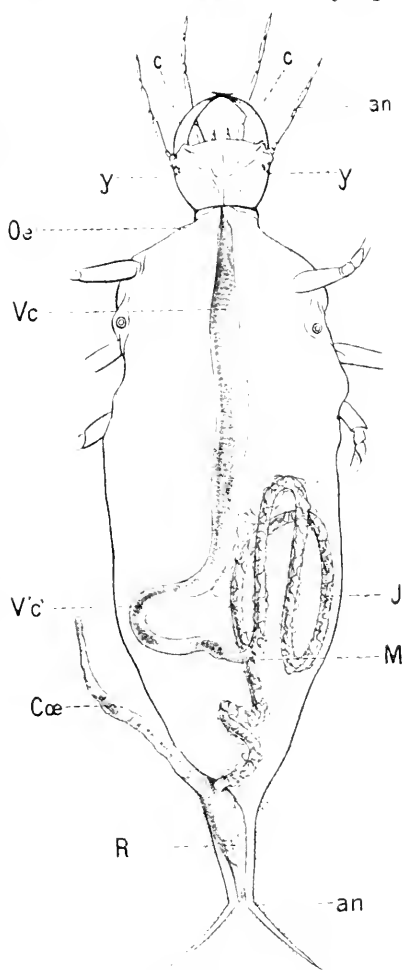


Fig. 1. — Larve de *Dytiscus marginalis* ouverte par la partie dorsale.

an : antenne ; c : crochet ; y : yeux ; œ : œsophage ; V. c. : ventricule chylifique ; V' c' : fin du même organe ; M : point d'abouchement des tubes de Malpighi ; I : intestin ; R : rectum ; an : anus ; Cœ : cœcum.

inférieure ou sternale est de couleur plus claire et reste molle.

Le premier anneau est plus allongé que les autres et présente la forme d'un tronc de cône. La tête s'articule avec sa base la plus petite.

Le onzième ou dernier anneau montre également la forme d'un tronc de cône dont la petite extrémité termine l'animal. Elle porte deux appendices chitineux ciliés : les *cerques*, qui jouent le rôle de flotteurs et servent à maintenir la larve en équilibre à la surface de l'eau pendant la durée de l'acte respiratoire.

La tête a une forme très particulière. Elle est très aplatie dans le sens dorso-ventral de sorte que vue de côté, elle est très peu épaisse. Vue par sa partie supérieure, elle a la forme d'un triangle aux angles arrondis et dont le sommet tronqué s'articulerait avec le premier anneau ; la base, qui forme la partie antérieure de l'animal est courbe et convexe en avant. Ce bord antérieur est très mince, tranchant même.

Sur les côtés de la tête, on remarque deux antennes grêles et sensiblement plus longues qu'elles ne le sont d'ordinaire chez les larves. Elles sont implantées un peu en avant d'une tache qui, à un examen attentif, se résoud sous forme de six yeux lisses. Ceux-ci, en raison de leur couleur noire sont très apparents chez la jeune larve qui a des téguments moins colorés que la larve déjà développée ; ils sont également très visibles chez la larve qui vient de muer.

Mais ce qui frappe le plus dans l'examen de cette tête, c'est la présence, à la partie antérieure de deux longs crochets courbes dont la pointe est très acérée (c. fig. 1, 3, 4). Ces organes sont articulés avec les côtés de la tête ; leur base présente des apophyses auxquelles s'insèrent des muscles qui vont d'autre part prendre une insertion fixe à l'intérieur de la cavité crânienne, sur le squelette chitineux. Par le jeu de ces muscles (adducteurs et abducteurs), les crochets pivotant sur leur base peuvent se rapprocher de la tête et s'appliquer sous la lèvre supérieure arrondie sous laquelle ils se cachent ou au contraire,

être projetés en avant de la tête comme dans les figures 3, 4.

Cette dernière position est celle que prend la larve lorsqu'elle se dispose à attaquer une proie ou à se défendre contre un ennemi.

ANATOMIE DE L'APPAREIL DIGESTIF. — Comme celui de tous les Insectes, l'appareil digestif de la larve du Dytique peut se diviser en trois parties :

1<sup>o</sup> *Intestin antérieur*, comprenant les organes buccaux, le pharynx, l'œsophage ;

2<sup>o</sup> *Intestin moyen*, ou ventricule chylique qui peut lui-même se subdiviser en deux parties ;

3<sup>o</sup> *Intestin postérieur*, débutant à l'insertion des tubes de Malpighi et se terminant à l'anus. Cette dernière portion du tube digestif présente une annexe considérable : le *cæcum rectal*.

Nous allons examiner successivement la disposition de ces différentes parties :

1<sup>o</sup> *Intestin antérieur*. — L'armature buccale présente chez la larve du Dytique une conformation tout à fait particulière qui l'éloigne beaucoup de celle des autres insectes. Elle appartient au type *broyeur*, (1) mais les pièces fondamentales ont été profondément remaniées, ou même ont disparu. BURGESS (1881) a fait une étude consciencieuse de cette partie de la larve ; j'ai pu me convaincre par de nombreuses dissections que ses descriptions étaient exactes.

La *lèvre supérieure* ou *labre* (1 fig. 3 et 4) est constitué par cette lame arrondie, tranchante, qui termine la tête en avant. Lorsqu'on cherche à introduire un stylet dans la bouche en passant sous le labre, ainsi qu'il est facile de le faire chez tout insecte de la taille de notre larve, on voit qu'on ne peut y parvenir. Nous avons l'explication de ce fait en examinant la tête par sa face inférieure.

Nous voyons que la lèvre inférieure ou *labium* s'est avancée

(1) Physiologiquement, elle appartient plutôt au type sucer, mais à un type sucer très particulier.

à la rencontre de la lèvre supérieure avec laquelle elle s'est soudée. Une partie de cette pièce : la *lanquette* est restée seule suffisamment individualisée pour qu'on la reconnaisse ; elle porte les *palpes labiaux* composés de quatre articles.

Les *mâchoires* ordinairement si développées dans le type broyeur paraissent absentes. Un examen attentif montre qu'elles se sont fusionnées avec le labium sur les côtés duquel sont insérés les deux longs *palpes maxillaires* qui sont restés parfaitement individualisés.

Quant aux *mandibules*, elles ont persisté et se sont modifiées pour donner les deux longs *crochets* falciformes qui sont articulés de chaque côté de la tête.

En résumé, nous voyons que la tête de notre larve très aplatie dans le sens dorso-ventral est formée, à la partie antérieure, par deux lames qui se réunissent à angle très aigu, la lame supérieure étant constituée par la lèvre supérieure élargie et amincie ; la lame inférieure étant formée par la soudure, la coalescence du labium sur la partie médiane, et des maxillaires sur les côtés.

La soudure entre la lame supérieure et l'inférieure est absolument étanche en raison d'une disposition particulière signalée par BURGESS (1881) : les deux parties sont en effet repliées ensemble, engrenées l'une dans l'autre (fig. 2). Il résulte de cette disposition que la bouche est complètement close et qu'aucune particule solide, aucune goutte de liquide ne peut pénétrer entre les lèvres ainsi rapprochées et assemblées pour constituer une fermeture étanche.

Nous comprendrons la manière dont la larve se nourrit en examinant de plus près les crochets articulés sur les parties latérales de la tête. Nous verrons que ces crochets, lisses sur leur face externe et convexe, sont creusés d'un sillon sur leur face interne et concave. La partie la plus profonde de ce sillon s'est individualisée sous forme d'un canal qui débouche d'une part à la base de la dent et, d'autre part, non pas à son extrémité, mais à une certaine distance, et à la partie interne



(c, fig. 3). L'extrémité pleine de la dent forme une pointe très acérée et constituée par une chitine très dure. Au moment des mues de la larve, cette pointe fonce en couleur et durcit alors que toutes les autres parties du revêtement chitineux de l'insecte sont encore molles et incolores.

Le diamètre du canal

dont est percée la dent n'est pas le même sur toute son étendue ; capillaire et très fin à son ouverture près de l'extrémité

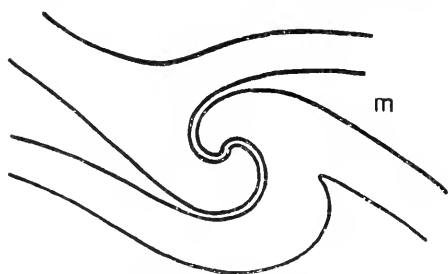


Fig. 2. — Représentation schématique d'une coupe longitudinale de la partie antérieure de la tête de la larve de *Dytiscus marginalis*. On voit que les lèvres supérieure et inférieure sont engrenées l'une avec l'autre (d'après Burgess).

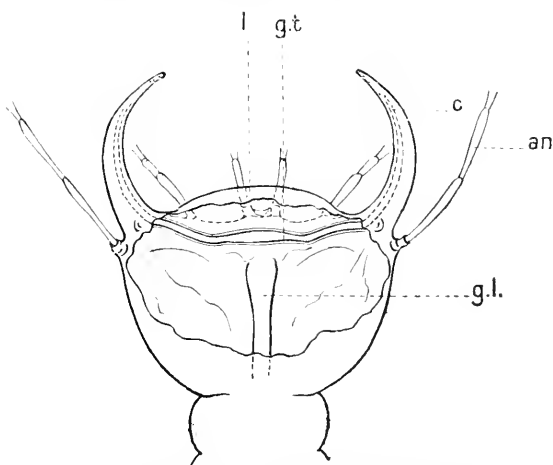


Fig. 3. — Tête de la larve du *Dytiscus marginalis*. La chitine formant la partie supérieure de la tête a été enlevée pour montrer la disposition interne du squelette. Toutes les parties molles ont été enlevées par la potasse.

an : antenne ; c : crochet ; l : labre ; g. t. : gouttière transversale ; g. l. : gouttière longitudinale.

de la dent, il va ensuite en s'élargissant progressivement jusqu'à la base de l'organe. Cette disposition a évidemment pour résultat d'empêcher l'obturation du conduit ; toute particule qui a franchi l'entrée parvient sans difficulté aucune à l'autre extrémité.

Ainsi, les canaux capillaires des crochets constituent une sorte de filtre qui ne laissera pénétrer dans le tube digestif que des aliments liquides ou des particules solides en suspension d'un volume extrêmement minime.

Enlevons maintenant la calotte chitineuse qui limite la tête à sa partie supérieure et examinons les organes digestifs qui sont ainsi mis à découvert. Ceux-ci sont noyés au milieu d'une masse de tissu musculaire strié formée de faisceaux qui s'entrecroisent dans tous les sens. Il est difficile, dans ces conditions, de se faire une idée nette de l'anatomie de la région ; aussi allons-nous procéder en deux étapes.

Dans une première, nous étudierons le squelette de la partie inférieure de la tête et dans une seconde, nous grefferons sur ces organes chitineux les parties molles qui constituent les premières voies des organes digestifs.

*a.* Le squelette chitineux peut s'étudier soit sur la dépouille d'une larve qui vient de muer, soit sur une tête qui a séjourné quelque temps dans la potasse caustique, à 10 pour 100 de manière à solubiliser toutes les parties molles.

Par l'un ou l'autre de ces procédés, on obtient la disposition représentée par la figure 3.

A la partie antérieure, nous voyons une *gouttière* chitineuse *transversale* g. t. dont les extrémités vont se mettre en rapport avec la base des crochets et dont la cavité se continue avec celle des canaux capillaires des crochets lorsque ceux-ci occupent une situation favorable à cet abouchement, c'est-à-dire lorsqu'ils sont écartés de la tête, donc en mouvement d'abduction moyenne.

A la partie médiane, nous trouvons une seconde gouttière perpendiculaire à la première, par conséquent *longitudinale* g. l. qui se dirige d'avant en arrière pour aller rejoindre le premier anneau.

*b.* Garnissons maintenant ce squelette de ses parties molles en ayant soin toutefois d'éliminer la plupart des muscles qui viennent compliquer outre-mesure l'anatomie de la région. Nous aurons la disposition représentée par la figure 4.

Les gouttières précédentes sont maintenant transformées en canaux complets, l'un transversal Cl. t. et l'autre longitudinal P. h. qui s'ouvrent l'un dans l'autre à leur point de jonction.

Sur le canal longitudinal, nous apercevons deux masses arrondies blanchâtres : les *ganglions cérébroïdes* g. c. doublés chacun à leur angle externe par un autre ganglion nerveux plus petit le *ganglion optique* qui envoie un filet nerveux à chacun des yeux lisses (oc.) que nous avons vu exister sur les côtés de la tête.

Nous conservons le nom de *Canal transversal* à celui dont la direction continue celle des crochets. Quant au canal longitudinal, il se subdivise naturellement en deux parties : une antérieure aux ganglions cérébroïdes : le *pharynx*, l'autre postérieure qui est le début de l'*œsophage* ; les deux organes n'étant pas séparés nettement l'un de l'autre, mais présentant au contraire un passage graduel.

En résumé, nous voyons que les canaux des crochets se conti-

nuent dans la tête par d'autres canaux transversaux qui se réunissent pour former le pharynx et l'œsophage ; tous ces tubes étant renfermés dans des gouttières rigides auxquelles ils adhèrent par leur moitié inférieure, tandis qu'ils sont formés uniquement de parties molles, dépressibles dans leur moitié supérieure.

Nous reviendrons plus tard sur la constitution histologique de ces canaux, disons seulement pour l'instant que leur paroi est constituée par des muscles striés dont la contraction a pour résultat principal de rétrécir leur lumière.

D'autres muscles striés viennent s'insérer sur la surface

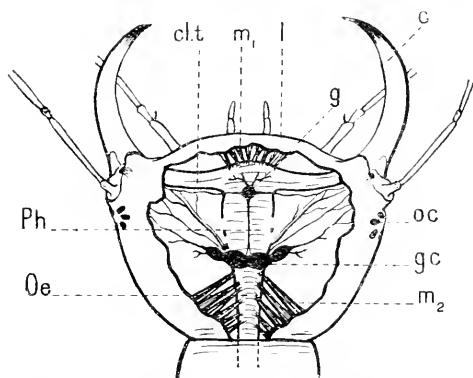


Fig. 4. — Tête de la larve du *Dytiscus marginalis*. Vue des organes internes qui ont été laissés en place (sauf quelques muscles enlevés pour démasquer le pharynx et l'œsophage).

c : crochet ; l : labre ; m<sub>1</sub>, m<sub>2</sub> : muscles suspenseurs ; Cl. t. : canal transversal prolongeant les canaux des crochets ; Ph. : pharynx ; Oe : œsophage ; Oc : yeux lisses ; g. c. : ganglions cérébroïdes.

externe des parties molles précédemment décrites et d'autre part prennent leur insertion fixe sur la partie interne du squelette chitineux de la tête. On a figuré deux groupes de ces muscles en  $m^1$  et  $m^2$ . Il y en a beaucoup d'autres de disposition semblable qui n'ont pas été figurés et qui s'insèrent notamment sur le pharynx, ce sont les *muscles suspenseurs*. Par leur contraction, ils dilatent la lumière des canaux, ce sont les antagonistes des constricteurs.

Comme je l'ai dit déjà, d'autres muscles très nombreux, tous striés, remplissent la cavité de la tête. Ce sont principalement les muscles moteurs des crochets (muscles abducteurs et adducteurs), puis les muscles que font mouvoir la tête sur le premier anneau.

Je ne décrirai pas en détail ces différents organes dont le fonctionnement général se comprend suffisamment sans qu'il soit besoin d'insister ; je limite cette étude anatomique aux points qui sont essentiels pour la compréhension des phénomènes physiologiques qui sont le but de ce travail.

*2° Intestin moyen.* — La figure 1 nous montre que l'œsophage se termine peu après avoir pénétré dans le premier anneau de la larve. A partir de cette terminaison ( $\alpha$ ), le tube digestif subit une dilatation brusque et est constitué par un large canal sur la surface duquel apparaissent nettement des stries transversales ; c'est le *ventricule chylique* Vc, la partie vraiment active du canal alimentaire, celle qui sécrète le suc digestif.

Ce ventricule chylique peut se subdiviser en deux parties ; l'une antérieure plus large ; presque cylindre ; l'autre postérieure dont le calibre va constamment en diminuant, et qui, finalement, se continue avec l'*intestin postérieur* en M au niveau du point d'insertion des tubes de Malpighi.

Comme je l'ai dit, le ventricule chylique présente à sa surface des stries transversales ; celles-ci sont dues à la présence de faisceaux, d'anneaux de fibres musculaires striées dont nous étudierons la disposition. Telle est au moins l'apparence extérieure du tube digestif lorsque la larve est disséquée dans un

liquide indifférent comme le chlorure de sodium à 6 pour 1000. Mais si à ce liquide on ajoute un tiers de son volume d'un liquide fixateur, de liquide de Bouin, par exemple, on voit la surface de ventricule chylique se couvrir d'un granulé assez dense, de petits tubercules qui viennent faire hernie à sa surface. Ce sont les glandes contenues dans les parois du tube qui deviennent apparentes à l'extérieur. Le fait offre un certain intérêt, d'abord parce qu'il est général, toutes les larves que nous étudierons présentant cette disposition, mise en évidence par le même procédé, et ensuite, parce qu'il permet de rapprocher le tube digestif de la larve et celui de l'adulte qui, pour la même zone, présente à l'état normal de longues villosités. Cet emploi d'un réactif fixateur permet également de déterminer avec une très grande facilité le point de passage entre le ventricule chylique et l'intestin proprement dit. Les tubercules cessent, en effet, juste au point où se termine l'intestin moyen, l'intestin postérieur ne renfermant plus aucune glande dans ses parois.

3° *Intestin postérieur*. — De même calibre que la portion terminale du ventricule chylique, il s'en distingue d'abord par le moyen que nous venons d'indiquer, et ensuite, par ce fait que les tubes de Malpighi viennent prendre naissance à son point initial.

C'est un tube cylindrique qui se replie plusieurs fois sur lui-même et vient finalement s'ouvrir à l'anus à la partie postérieure de la larve (fig. 1 an).

Cependant, si, embryologiquement, cette dernière portion du tube digestif doit être considérée comme formant une division unique, il n'en est pas de même au point de vue morphologique et physiologique.

En réalité, en effet, l'intestin proprement dit s'ouvre presque à angle droit dans la portion terminale renflée et puissamment musculieuse qui termine le tube digestif et à laquelle on peut donner le nom de *rectum* (fig. 1. R). A son tour, ce rectum se prolonge vers le haut par un diverticule dont les dimensions

varient considérablement suivant la phase de la digestion qui a été saisie au moment de la dissection. Nous donnerons le nom de *cæcum* à ce diverticule (fig. 1. Cœ).

Pour avoir une connaissance suffisante de la morphologie de l'appareil digestif de notre larve, il ne nous reste plus qu'à dire un mot des tubes de Malpighi.

Ils sont au nombre de deux de chaque côté. Ils partent du point déjà indiqué ; ils présentent une couleur rouge brique. Chaque tube offre à considérer deux parties distinctes : une partie initiale de calibre très faible à laquelle fait suite une partie beaucoup plus large ; les deux tubes d'un même côté s'abouchent l'un dans l'autre au niveau de la partie élargie, de manière à former une anse de chaque côté de l'intestin, ainsi que l'avait bien vu déjà RAMDOHR (1811).

Ces tubes de Malpighi forment un lacis qui enserre l'intestin postérieur, mais il est remarquable que *toujours* quelques-unes des anses du plus fort calibre remontent vers le haut pour s'accoler aux parois du ventricule chylique. Il y a là une disposition constante chez les larves des différentes espèces et qui ne paraît pas avoir suffisamment appelé l'attention des anatomistes.

#### B. — LARVE D'*Hydaticus* (*Acilius*) *sulcatus*. L.

Son apparence extérieure et son allure diffèrent notablement de celles de la larve du Dytique. D'une taille beaucoup plus petite (elle atteint au maximum trois centimètres de longueur), elle présente à sa partie antérieure une zone rétrécie, une sorte de cou qui lui donne une apparence très singulière. Tandis que la larve du Dytique se sert uniquement de ses pattes pour progresser dans l'eau, la larve de l'*Hydaticus*, lorsqu'un danger la presse, rapproche vivement sa partie antérieure de sa partie postérieure, ce qui lui permet de faire dans l'eau des bonds rapides par un mécanisme analogue à celui des Crustacés macroures dont elle a un peu l'apparence et les allures.

Son tube digestif (fig. 5) est construit exactement sur le même plan que celui de la larve du Dytique. Les crochets de la bouche sont seulement plus robustes, plus larges et moins longs. Le cœcum existe aussi avec une disposition analogue à celle de la larve étudiée, mais il est d'une capacité relative-ment plus faible.

### C. LARVE

DU *Cydisteter lateri-marginalis*  
(DE GÉER) *Cydisteter Ræseli*  
(FUSSELIN).

C'est une très belle larve qui atteint une taille supérieure à celle du Dytique (sept à huit centimètres de longueur). Elle s'en distingue à première vue par ce fait qu'elle ne possède pas de flotteurs, de *cerques* à la partie postérieure. Elle est donc incapable de se maintenir en eau profonde à la surface de l'eau pour respirer. Elle vit en effet dans des étangs herbeux et se tient toujours sur les bords au milieu des herbes aquatiques ; elle affectionne surtout les endroits peu profonds.

La tête présente aussi une particularité curieuse (fig. 6). La lèvre supérieure, au lieu d'être terminée par une ligne courbe convexe, présente en son milieu

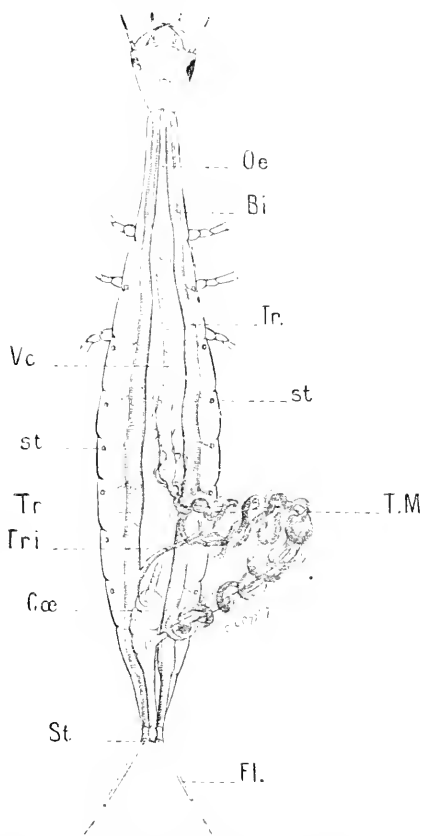


Fig. 5. — *Hydraticus sulcatus* L. Larve montrant les systèmes digestifs et respiratoire.

Oe : œsophage ; V. c. : ventricule chylique (intestin moyen) ; T. M. : Tubes de Malpighi entourant l'intestin postérieur ; Cœ : Cœcum ; Tr : grosses trachées longitudinales ; Bi : bifurcation de cette trachée au niveau du premier anneau ; Tr. l. : branche trachéenne destinée à l'intestin postérieur et aux tubes de Malpighi ; St : stigmates postérieurs ; st : stigmates latéraux (faux stigmates) ; Fl : cerques ou flotteurs.

une pointe très acérée. Les crochets sont très robustes, et leur pointe est nettement recourbée en dedans.

Nous retrouvons chez cette larve exactement la même disposition générale des organes digestifs que chez les deux larves déjà étudiées. Le cœcum ainsi que le monstre la figure 5 est très développé.

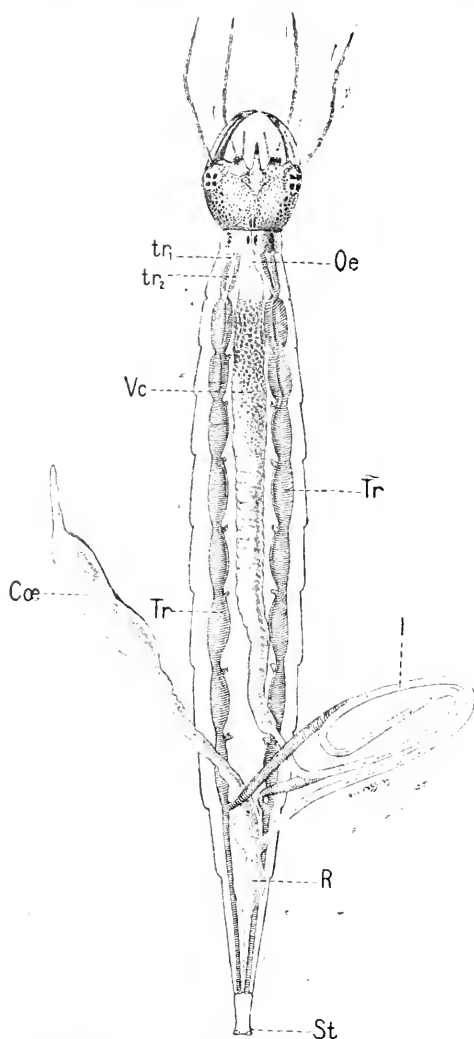


Fig. 6. — Larve de *Cybisteter lateri-marginalis*.  
*Oe* : œsophage ; *V. c.* : ventricule chylifique ; *I* : intestin ;  
*R* : rectum ; *Cœ* : cœcum ; *Tr* : grosse trachée longitudinale ; *tr1, tr2* : bifurcations antérieures de la grosse trachée *St* : stigmate.

## II. — Histologie de l'appareil digestif.

Nous avons vu que la morphologie de l'appareil digestif des larves de *Dytiscides* n'était connue que par des travaux anciens et fort incomplets de RAMDOHR (1811) (1).

Je n'ai rien trouvé touchant la structure histologique de cet appareil. Il m'a donc semblé intéressant d'étudier par la méthode des coupes l'histologie des principales divisions que

thode des coupes l'histologie des principales divisions que

(1) Il faut en excepter le travail de BURGESS (1881) sur la structure de l'armature buccale.



nous avons établies dans ces organes. Il était d'ailleurs désirable de pouvoir faire à ce point de vue une comparaison entre la larve et l'*Imago*.

TECHNIQUE. — La technique employée a été la même dans tous les cas, nous allons l'indiquer rapidement une fois pour toutes.

Les tissus pris sur l'animal vivant disséqué à sec ou dans le chlorure de sodium à 6 pour 1000 sont fixés pendant 12 heures dans le Liquide de Bouin ou plus rarement pendant quelques heures dans le Sublimé (formule de Gilson). Les tissus étaient ensuite transportés dans l'alcool à 95 degrés, puis dans l'alcool absolu, et les essences. L'inclusion avait lieu dans la paraffine. Lorsque le tissu contenait de nombreuses et grosses trachées, on chassait les bulles d'air en s'aidant du vide.

Lorsque l'organe à inclure possédait un revêtement de chitine épais (le cas se présente surtout pour l'intestin antérieur), je me suis bien trouvé de laisser séjourner le morceau à inclure pendant un jour ou deux à la température ordinaire dans l'huile de vaseline. C'est là une pratique qui me semble très recommandable pour tous les tissus dont l'inclusion dans la paraffine présente quelque difficulté. On peut, en effet, prolonger sans aucun inconvénient le séjour dans l'huile de vaseline pendant un temps très long, c'est une sorte d'*inclusion à froid*, qui n'altère pas le tissu et qui permet ensuite d'obtenir une inclusion définitive par un séjour très court dans la paraffine chaude.

Les coupes collées sur le porte-objet au moyen de gélatine bichromatée étaient colorées par des moyens appropriés aux tissus étudiés. J'ai employé presque toujours la méthode à l'hématoxyline ferrique seule ou suivie d'une coloration à l'éosine.

PHARYNX. — C'est un organe ovale puissamment musculéux. Une coupe transversale pratiquée dans sa région moyenne

permet de reconnaître que sa constitution histologique est la suivante.

L'axe central est formé par un conduit dont les parois constituées par une chitine épaisse sont recouvertes du côté extérieur par un *épithélium chitinogène*. Celui-ci présente une couche unique de cellules cylindriques en contact par une de leurs bases avec la chitine stratifiée qu'elles ont sécrétée.

A l'état de repos, la lumière du canal pharyngien s'efface, devient virtuelle, par suite de la tonicité des muscles circulaires de l'organe. Sur une coupe transversale, elle prend une forme compliquée : étoilée.

A l'extérieur du tube chitineux central viennent se disposer les puissantes couches musculaires striées qui forment la masse principale de l'organe.

Les faisceaux constitués par ces muscles ont une disposition très compliquée.

On peut distinguer des faisceaux *longitudinaux*, c'est-à-dire parallèles à l'axe de l'organe, des faisceaux *circulaires*, et des faisceaux *obliques*. Enfin des faisceaux *transversaux*, traversent radialement toute la masse pharyngienne ; ils se perdent d'autre part vers l'extérieur en des points où la coupe ne peut les suivre. Ils vont en effet s'attacher sur les parties voisines du squelette ; ce sont les muscles *suspenseurs*, *dilatateurs* du pharynx ; nous avons précédemment étudié leur disposition générale.

Tous ces muscles s'insèrent directement sur la cuticule chitineuse qui limite l'œsophage. La contraction de ces différents muscles produit le raccourcissement (m. longitudinaux), la constriction (m. circulaires), la dilatation de l'organe (m. suspenseurs).

Vers la fin de l'organe, dans la zone de transition avec l'œsophage, on voit le revêtement interne de chitine se couvrir de longs poils chitineux. Ils constituent un appareil de filtration qui empêche le reflux à l'extérieur des particules solides contenues dans les voies digestives situées en aval.

C'est une disposition anatomique très peu accentuée ici, mais que nous retrouverons très développée et très perfectionnée dans le *gésier* de l'insecte parfait.

ŒSOPHAGE. — Au pharynx fait suite un tube de calibre plus faible et dont les parois sont beaucoup plus minces.

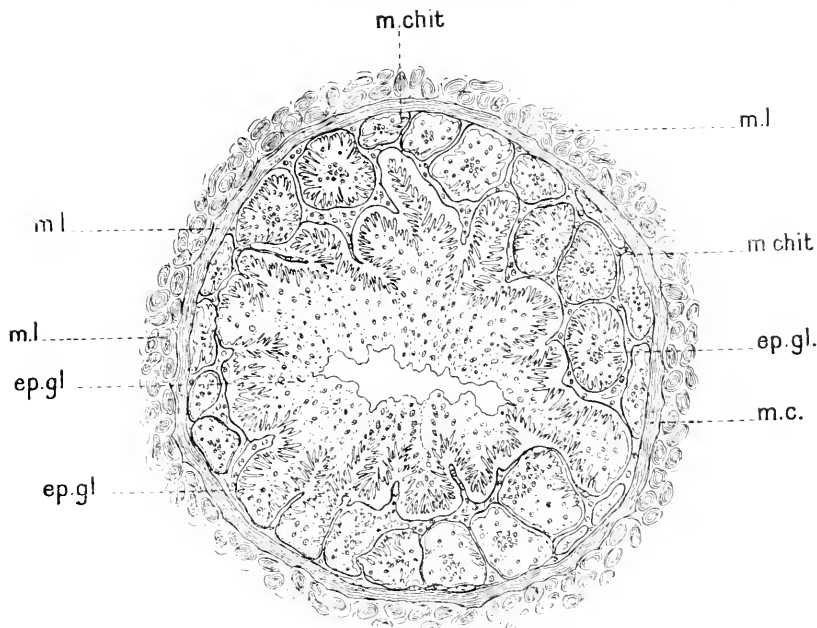


Fig. 7. — Œsophage de la larve du *Dytiscus marginalis* (Coupe transversale).

*m. l.* : muscles longitudinaux ; *m. c.* : muscles circulaires ; *m. chit.* : membrane chitineuse très plissée et formant de nombreuses invaginations en tube. Toute la surface de cette membrane est recouverte par l'épithélium glandulaire ; *ep. gl.* : épithélium glandulaire.

Sur une coupe transversale, on se rend parfaitement compte de sa structure qui diffère totalement de celle du même organe des autres insectes ou de leurs larves et qui est en rapport avec la physiologie des larves de Dytiscides.

On sait que d'ordinaire, l'œsophage présente sur une coupe transversale et en allant de l'intérieur à l'extérieur : 1° La lumière de l'organe limitée par une paroi plus ou moins épaisse de chitine.

2° L'épithélium chitinogène ; 3° Deux couches de fibres musculaires striées : une interne circulaire et une externe longitudinale.

Sauf de très rares exceptions, il ne renferme aucune glande. Celles-ci n'ont guère été signalées, à ma connaissance, que dans l'œsophage de certains Lamellicornes. (*Oryctes*,<sup>1</sup> *Melolontha*, *Cetonia*), où elles se présentent sous forme de cellules isolées pourvues d'un long canal chitineux qui vient déboucher dans la lumière de l'œsophage.

Chez nos larves de Dytiscides, l'œsophage est construit sur le plan habituel, on y trouve, dans leur ordre normal, les différentes couches citées, mais le revêtement chitineux interne a subi une série d'invaginations de sorte qu'il se présente, en coupe transversale, sous l'apparence d'une membrane chitineuse épaisse et très plissée.

Chacun des culs-de-sac ainsi formés, s'est garni d'un épithélium glandulaire de sorte qu'on a en somme, une série de glandes en tubes logées dans les parois de l'organe, et qui viennent déboucher dans sa lumière.

Nous verrons le rôle physiologique important qui est dévolu à ces glandes.

INTESTIN MOYEN OU VENTRICULE CHYLIFIQUE. — Sur une coupe transversale de l'organe, on reconnaît en allant du centre à la périphérie :

1° Un épithélium cylindrique qui forme de nombreuses sinuosités (pl. II, fig. 13 et 14, Ep.). Chaque cellule renferme un noyau à sa partie profonde. A l'extrémité opposée, sur la surface qui forme la lumière du tube digestif, la cellule est terminée par un plateau à cils. Sur les préparations soigneusement fixées, ces cils, bien que très ténus, sont parfaitement nets. Ces cils méritent-ils l'épithète de vibratiles ? C'est une question à laquelle il est très difficile de répondre avec certitude. On sait qu'il est généralement admis par les histologistes que de vrais cils vibratiles n'auraient jamais été rencontrés dans

l'embranchement des Arthropodes, HENNEGUY (1896, p. 255). Mais cette opinion a donné lieu à de nombreuses discussions.

A l'état frais, dans le chlorure de sodium à 6 pour 1000, ces prolongements ciliformes m'ont toujours paru immobiles. Dans les mêmes conditions, ainsi que je l'ai déjà dit, les tubes de Malpighi et l'intestin lui-même, présentent des mouvements vermiculaires énergiques.

Il semble donc qu'on n'ait point affaire ici à de véritables cils vibratiles.

A l'extérieur de cette couche épithéliale, se trouvent des *glandes en tube* (pl. II, fig. 13 et 14, gl.)

Ces tubes sont contournés sur eux-mêmes, de sorte qu'ils peuvent être rencontrés par la coupe sur tous les degrés d'incidence, ainsi que le montrent les figures citées. Le fond de chaque tube présente un amas de jeunes cellules, dont beaucoup sont en état de karyokinèse. Ce sont des zones de néoformation, ce sont les champs où prennent naissance les cellules épithéliales qui, par glissement iront former les cellules sécrétantes de la partie moyenne du tube glandulaire ; cellules qui deviendront probablement elles-mêmes les cellules ciliées qui forment la lumière de l'intestin (1).

En dehors de cette muqueuse glandulaire, on trouve :

a.) Une couche de fibres musculaires striées *circulaires*. Il s'en détache quelques faisceaux très fins qui vont s'insinuer entre les glandes en tube et qui recouvrent çà et là la membrane basale de ces glandes. Comme nous le verrons, la sécrétion du liquide digestif doit se faire à certains moments avec abondance et rapidité. On conçoit donc l'intérêt de la disposition que je viens de signaler.

Des trachées assez nombreuses pénètrent également entre les tubes glandulaires en même temps que les fibres musculaires que je viens de décrire.

b). Doublant à l'extérieur la couche de fibres circulaires,

(1) Les cellules épithéliales qui limitent l'embouchure des glandes dans l'intestin portent aussi des cils à leur surface.

nous trouvons une nouvelle couche de fibres striées, mais cette fois *longitudinales*.

Enfin, à la limite externe une couche de cellules qui constitue l'endothélium péritonéal.

*En résumé le ventricule chylique*, lieu de sécrétion du liquide digestif est constitué par un manchon de glandes en tubes comprises entre l'épithélium intestinal *cilié* et *non revêtu de chitine* et les couches musculaires ordinaires de l'intestin moyen des insectes.

INTESTIN POSTÉRIEUR.— L'intestin postérieur et son annexe le *cæcum* ont une structure à peu près identique chez la larve et chez l'*imago*. Nous renverrons donc la description histologique de ces organes à la partie de ces études qui concerne l'insecte parfait.

### III. — Physiologie de l'appareil digestif.

HISTORIQUE. — Si on consulte les ouvrages classiques ou les mémoires des auteurs qui ont spécialement étudié les larves des Dytiscides, on constate que tous émettent d'une manière très catégorique l'opinion suivante : La larve enfonce ses crochets à l'intérieur du corps de sa victime, puis au moyen de muscles appropriés (suspenseurs, dilatateurs), elle aspire dans son tube digestif le sang de sa proie.

Telle est la manière de voir de SWAMMERDAM (1737), (Vol. I, p. 325), de DE GÉER (1774, tome IV, p. 387).

Parlant des canaux dont sont percés les crochets, il s'exprime ainsi : « C'est par cette ouverture que le suc que la larve tire « de la proie passe par la cavité intérieure de la dent dans le « corps de l'insecte ; les dents sont comme des siphons ou des « suçoirs, au moyen desquels la larve se nourrit, en suçant sa proie ».

Les auteurs les plus récents et les mieux informés, BURGESS (1881), MIALl (1903, p. 43 et suiv.) sont du même avis que leurs

prédécesseurs « la pompe pharyngienne est employée pour sucer le sang ».

Mais voici que de Gêr a soulevé une autre question touchant la préhension de l'aliment par la larve et émis une opinion que Miall paraît vouloir adopter. A la suite du passage que nous avons cité, de Gêr s'exprime ainsi : « Mais n'a-t-elle donc  
« point d'autre bouche ? J'ai lieu de croire qu'elle en a une, et  
« que cette bouche est placée entre les deux lèvres. Ce qui  
« semble le prouver, c'est que j'ai vu une larve non seulement  
« sucer une (*sic*) Cloporte aquatique, mais encore dévorer  
« aussi peu à peu presque toutes les parties solides de cette  
« Cloporte, qui assurément n'ont pu passer par les très petites  
« ouvertures des dents. Il faut donc qu'elle aye une bouche  
« capable d'avaler les parties solides et grossières des Insectes  
« qu'elle attrape et dont elle fait sa nourriture ».

J'ai tenu à citer textuellement les paroles de de Gêr ; elles sont très curieuses, car elles montrent qu'il a fort bien observé le mode de nutrition de la larve, sans cependant en avoir pénétré le mécanisme.

En terminant, je ferai une dernière remarque. Les auteurs qui citent les paroles de de Gêr, MIALL (1903, p. 43) pensent que son observation se rapporte à la larve du Dytique. La lecture attentive du mémoire de de Gêr m'a convaincu qu'il n'en était rien. La taille de la larve (qui n'atteint pas un pouce), sa forme (elle est très ventrue), l'amincissement du cou, le fait qu'elles se trouvaient en quantité au mois de juillet dans une mare ne permettent guère de mettre en doute qu'il s'agit de la larve de l'*Hydaticus* (*Acilus*) *sulcatus* L.

RECHERCHES PERSONNELLES. — Voici comment j'ai été amené à étudier le mode de digestion de la larve du Dytique.

En 1891, j'élevais des larves de Fourmilions, que je nourrissais avec des petites chenilles de Lépidoptères. J'avais été très frappé, en examinant attentivement les reliefs du repas de mes larves, de voir que les proies étaient réduites à leur

enveloppe de chitine. En pratiquant des examens microscopiques, je m'étais convaincu que, dans la plupart des cas, tous les viscères, tous les muscles avaient entièrement disparu.

Comment concilier ce fait avec l'opinion classique qui admettait que la larve du Fourmilion se nourrit en aspirant le sang de ses victimes par ses crochets creusés d'un canal ? Comme de Géer, j'avais été très frappé de ce paradoxe. En multipliant les observations, j'étais arrivé à cette conviction que la larve du Fourmilion devait procéder à la digestion de sa proie en deux temps.

Dans un premier temps, elle devait injecter dans la proie un liquide digestif capable de solubiliser les divers tissus ; dans un second temps, elle aspirait dans son tube digestif la solution de principes nutritifs qui venait de se former.

Mais l'exiguïté de la larve du Fourmilion aussi bien que des proies qu'elle pouvait utiliser ne m'ont pas, à ce moment, permis d'administrer la démonstration irréfutable de ma manière de voir.

En 1898, en explorant des pièces d'eau à la recherche d'insectes aquatiques, je me procurai par hasard, une assez grande quantité de larves de Dytiques de belle taille. Comme j'avais eu l'imprudence de mettre dans un même bocal une très grosse larve et plusieurs jeunes, celles-ci ne tardèrent pas à être attaquées et comme elles étaient très transparentes, sans doute en raison d'une mue récente, je pus me convaincre facilement que la grosse larve, à n'en pas douter, procédait bien comme je l'avais soupçonné pour la larve du Fourmilion, sans pouvoir en fournir une preuve certaine.

Je croyais le fait absolument nouveau, mais, l'ouvrage de VON FÜRTH (1903, p. 240) m'a permis de prendre connaissance d'un intéressant mémoire de NAGEL (1896) qui, pour tous les autres auteurs, paraît avoir passé inaperçu, puisqu'il n'en est fait aucune mention dans le grand traité de BERLESE (1909).

Nagel a parfaitement vu que la larve du Dytique injectait un liquide digestif de couleur noire à l'intérieur de ses victimes ;



il a vu que ce liquide avait la propriété de solubiliser les tissus de la proie, et qu'une fois cette opération accomplie, le suc digestif enrichi des produits de digestion était aspiré par les crochets qui avaient servi à l'injecter et qu'il regagnait ainsi les organes digestifs de la larve.

Cependant, NAGEL, comme nous allons le voir, paraît s'être complètement mépris sur l'origine du liquide injecté ; il pense ainsi que l'indique le titre de son mémoire qu'il s'agit de la salive (*Speichel*). Nous aurons à relever d'autres erreurs de détail, et à compléter sur beaucoup de points les études de l'auteur cité.

1<sup>o</sup> *Présence d'une sécrétion toxique chez les larves de Dytiscides*. — Ces larves, lorsque la température est suffisamment élevée, sont très actives ; elles ont toutes les allures d'un animal de proie. Ainsi que l'avait déjà remarqué Nagel, elles prennent deux attitudes bien différentes, suivant qu'elles sont repues ou au contraire affamées.

Dans le premier cas, la larve se tient dans un coin sombre, accrochée à quelque plante aquatique, les crochets mandibulaires en adduction, c'est-à-dire rapprochés de la tête, souvent même invisibles, parce qu'ils sont venus se loger sous la lèvre supérieure ; elle reste alors indifférente aux animaux qui peuvent circuler autour d'elle.

Au contraire, si la larve est à jeun, on la voit par moments se déplacer fébrilement dans le liquide, au moyen de ses pattes garnies de poils chitineux, dont elle se sert comme de rames. Plus souvent, elle reste immobile, maintenue (1) à la surface de l'eau par les deux flotteurs, les cerques, qui la terminent à la partie postérieure.

Dans ce cas, la larve a une attitude caractéristique qui a été admirablement rendue par LYONET (1829, Pl. II, fig. 1).

Sa partie postérieure verticale présente ses stigmates à la surface de l'eau, tandis que sa partie antérieure oblique et presque horizontale se termine par la tête, dont les crochets

(1) Nous verrons plus loin par quel mécanisme.

en abduction semblent perpétuellement menaçants. L'animal à l'affût est absolument immobile (1) (fig. 8).

Une proie vient-elle à passer à proximité, on la voit, par un brusque déplacement de la tête, se précipiter sur elle et la frapper de ses crochets.

Elle ne frappe que les proies qui se meuvent, mais elle les

frappe toutes. Si même, on vient à agiter devant elle un objet inerte et sans intérêt alimentaire, elle se précipite aussitôt sur lui ; elle reste au contraire indifférente en présence d'une proie vivante et avantageuse, mais immobile.

Ces larves sont capables de maîtriser des animaux vigoureux et d'une taille bien supérieure à la leur.



Fig. 8. — Larve de *Dytiscus marginalis* à l'affût. L'animal est suspendu par ses cerques à la surface de l'eau. Ses crochets sont en abduction. (Photographie du Dr Comandon de la maison Pathé.)

*Exemple 1.* — Un Triton crêté est mis en présence d'une larve de Dytique dont la taille n'atteint pas la moitié de la sienne.

La larve saisit sa proie par une patte postérieure. Chose curieuse, le Triton paraît terrorisé, il ne cherche pas à se défendre, il essaie seulement de fuir et entraîne la larve après lui ; de

(1) Les figures 8 et 9 sont des photographies d'après nature que je dois à l'obligeance du Dr Comandon auquel j'adresse encore tous mes remerciements.

temps en temps, il se recourbe et se mord la queue, mais à aucun moment, il ne cherche à mordre la larve. Bientôt, il semble épuisé, alors la larve lâche la patte et enfonce ses crochets dans l'abdomen. Quelque temps après, le Triton est inerte.

Déjà ici, nous pouvons soupçonner l'action d'un venin, qui, peu à peu, paralyse la victime.

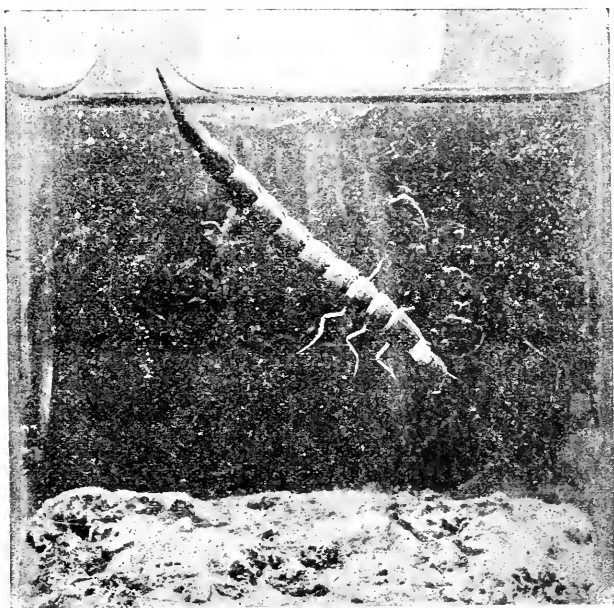


Fig. 9. — Larve de *Cybisteter lateri-marginalis* à l'affût.

L'animal est accroché par ses pattes aux plantes aquatiques. Il maintient au-dessus de la surface la plus grande partie de son dernier anneau. (Photographie du Dr Comandon de la maison Pathé.)

*Exemple 2.* — On donne un poisson (*Phoxinus phoxinus*) à une jeune larve qui vient de muer et dont les téguments sont très transparents. La larve saisit le poisson avec ses crochets qu'elle enfonce derrière la tête. Il est comme frappé de stupeur, puis il esquisse quelques tentatives de fuite.

Deux minutes après, sa respiration s'accélère, devient anxieuse. Trois minutes ; la respiration se ralentit, puis les opercules ne fonctionnent plus que par intermittence.

Cinq minutes ; quelques contractions musculaires, puis le poisson reste sur le dos, les ouïes largement ouvertes.

*Exemple 3.* — Même expérience que la précédente, mais deux minutes après que la larve a frappé le poisson, on la force (non sans peine), à lâcher prise.

Mis dans un bocal avec de l'eau propre, le poisson nage pendant quelques instants, puis il arrive à la surface le ventre en l'air, sans mouvement. On constate au microscope que la circulation sanguine est arrêtée dans les nageoires.

La région du poisson où la larve a enfoncé ses crochets est décolorée sur une assez grande étendue.

La larve de Dytique peut même faire preuve d'une certaine stratégie quand elle se trouve en présence d'une proie à laquelle elle n'est point accoutumée et qui est, par exemple, protégée par une cuirasse sur une portion plus ou moins étendue de la surface du corps, l'exemple suivant le prouve.

*Exemple 3.* — 11 h. 3. Une larve de Dytique pesant 0 gr. 88 est mise en présence d'une Epinoche du poids de 1 gr. 28. Elle se précipite aussitôt sur le poisson, mais ses crochets rencontrent les plaques dermiques qui protègent la partie antérieure de son corps ; elles ne peuvent pas les pénétrer et le poisson s'échappe ; il est d'ailleurs beaucoup moins passif que les Vairons et paraît décidé à se défendre.

11 h. 6. La larve tourne autour de sa proie et semble combiner une nouvelle attaque ; tout à coup, elle se précipite sur lui ; elle le saisit par la nageoire pectorale droite qu'elle serre fortement entre sa lèvre supérieure et ses crochets repliés (1). Le poisson fait de violents efforts pour se dégager, mais il n'y parvient pas.

11 h. 9. La larve juge que sa proie est suffisamment fatiguée ; elle profite d'un instant où elle reste immobile sur le côté pour lui enfoncer ses crochets dans les muscles latéraux. Chose

(1) Il est bien probable que dans un cas analogue la pointe très aiguë que porte dans cette région la larve du *Cybisteter* lui est d'une grande utilité.

curieuse, l'endroit frappé se trouve *juste en arrière du revêtement cuirassé*. Vingt secondes après que la larve a frappé sa victime, on l'oblige (toujours avec peine) à l'abandonner.

La respiration du poisson après s'être considérablement accélérée (189 mouvements operculaires par minute) se ralentit ensuite progressivement pour tomber à 69', puis la respiration devient asphyxique, le poisson est pris de secousses tétaniques et il meurt 26 minutes après avoir été frappé.

*Exemple 4.* — Une larve de Dytique à jeun est placée dans un petit cristalliseur avec un coléoptère de la tribu des Hydrophilides, l'*Hydrocaris (Hydrous) caraboïdes* Lin. Elle l'attaque aussitôt, mais sans succès, ses crochets ne pouvant percer le revêtement chitineux épais de l'insecte. Pendant deux jours, elle renouvelle inutilement sa tentative infructueuse. Enfin, au cours du troisième jour, on la trouve en train de dévorer sa proie à la manière habituelle ; elle est parvenue à enfoncer ses crochets juste en arrière de la tête au niveau de la membrane molle qui unit celle-ci au thorax.

Les larves des Hydrophilides paraissent être très sensibles au venin de la larve du Dytique. J'avais déposé un jour, par inadvertance, une larve du grand Hydrophile dans un vase qui contenait une larve de Dytique. Cette dernière s'était aussitôt précipitée sur sa compagne qui m'était précieuse pour des expériences en cours et bien que j'aie pris soin de les séparer immédiatement, la larve d'Hydrophile mourait une heure après.

Les larves de Dytiques elles-mêmes sont très sensibles aux morsures des larves de la même espèce ; elles ne paraissent posséder aucune immunité à cet égard. D'ailleurs, dans la nature, ces larves, lorsqu'elles sont un peu nombreuses dans une pièce d'eau, se dévorent fréquemment entre elles.

*2<sup>e</sup> Nature et origine du venin.* — Il résulte des faits précédents que les larves de Dytiscides injectent à leurs victimes un liquide toxique qui semble les paralyser et amener une mort rapide.

Quel est ce liquide ? Nous avons dit déjà, et nous allons revenir sur ce sujet, que la larve de Dytique injecte à ses victimes un liquide noirâtre qui produit une digestion rapide des tissus. Est-ce là le liquide qui produit les accidents toxiques ?

Nagel n'a point hésité à l'admettre. Je crois cependant que son opinion n'est pas fondée. Voici pour quelles raisons.

a. On peut d'abord offrir à la larve de Dytique une proie transparente et examiner avec soin au microscope binoculaire ce qui se passe. Or, il arrive qu'en séparant la larve de sa victime *avant qu'elle ait reçu* la moindre quantité de liquide noir, celle-ci meurt cependant rapidement.

b. En soumettant la larve de Dytique aux vapeurs d'un anesthésique, l'éther, par exemple, on voit, *au début* de l'action, une goutte ou deux de liquide citrin qui viennent sourdre près de l'extrémité des crochets, juste à l'endroit où débouche à l'extérieur le canal dont ils sont perforés. Ce liquide est bien différent du liquide digestif qui s'échappe à son tour par les crochets, si on prolonge l'anesthésie.

Evidemment, il serait très désirable de vérifier expérimentalement ces hypothèses très vraisemblables, mais, malgré tout mon désir de la faire, il m'a été jusqu'ici impossible de me procurer en même temps une assez grande quantité de larves pour mettre ce projet à exécution. C'est là une difficulté à laquelle on ne se heurte que trop souvent, quand on veut étudier la physiologie de ces invertébrés de petite taille.

Quel est l'organe qui sécrète ce venin si toxique qui permet aux larves des Dytiscides de maîtriser rapidement des proies plus grosses qu'elles ?

La réponse ne me paraît pas douteuse. Les larves ne semblent posséder aucune trace de glandes salivaires ; les dissections les plus soignées et les coupes en série ne m'ont pas permis d'en découvrir.

Le liquide toxique est sans doute sécrété par les glandes en tubes renfermées dans la paroi de l'œsophage. On s'explique ainsi parfaitement la présence de ces glandes volumineuses

dont il n'existe pas trace dans l'organe homologue des autres insectes (à part les exceptions signalées plus haut).

2<sup>o</sup> *Mode de digestion normal de la larve.* — Nous allons examiner tout à tour ce qui se passe pendant l'acte de la digestion dans les tissus de la proie et d'autre part dans l'organisme de la larve.

En creusant le sol couvert d'herbes aquatiques qui borde les étangs, on trouve assez souvent une grosse larve blanche (1) dont la taille peut atteindre deux centimètres. Elle est remarquable par la transparence de son enveloppe chitineuse qui permet de distinguer avec une netteté parfaite les divers détails de son organisation interne.

Si nous la mettons en présence d'une larve de *Cybsteter* dont les habitudes sont analogues à celles de la larve de Dytique, nous voyons cette larve carnassière s'approcher lentement de cette proie, l'explorer avec ses palpes, puis, lorsqu'elle a constaté qu'elle remue, se précipiter tout à coup et enfoncer ses deux crochets à travers les téguments.

Sous cette morsure qui semble lui causer une vive douleur, la larve de Diptère réagit violemment et cherche, au moyen des crochets qui arment sa bouche, à entamer la cuirasse de la larve du *Cybsteter*. Au bout de quelques secondes, un jet de liquide noir envahit la larve de *Tabanus* ; ses réactions de défense s'exaspèrent un instant à ce contact, puis elle retombe inerte. En examinant au microscope binoculaire ce qui se passe du côté de la proie, on assiste à un spectacle vraiment saisissant. Tous les organes sont maintenant noyés dans une atmosphère grisâtre, mais qui reste assez transparente pour qu'on puisse observer tous les détails d'organisation. On voit alors les divers tissus, et en particulier les masses adipeuses qui tranchent par leur apparence blanche et opaque, disparaître peu à peu par une véritable liquéfaction. Brusquement se manifeste dans les humeurs de la proie un courant intense qui entraîne

(1) Cette larve est abondante certaines années à l'étang des Moines sur la commune du Plessis-Piquet. Je dois à la bienveillante détermination de M. Lesne, aide-naturaliste au Muséum de avoir qu'elle appartient au genre *Tabanus*.

tous ces liquides vers les crochets de la larve. Des particules se détachent de tous côtés des organes, entraînées par ce courant dans le tube digestif de la larve du Coléoptère. Peu à peu, la proie se vide presque complètement du liquide qu'elle contenait ; les organes restent ainsi « à sec » pendant environ une demi-minute, puis tout à coup, un nouveau flot de liquide noir envahit la cavité de la larve de *Tabanus*, et on assiste aux mêmes phénomènes que précédemment.

Les mêmes actes d'injection et d'aspiration de liquide digestif se répètent ainsi périodiquement jusqu'à ce que tous les tissus de la proie ait été entièrement solubilisés. L'enveloppe vide est ensuite rejetée ; on peut constater au microscope qu'elle ne contient plus la moindre parcelle de tissu utilisable, les petits troncs trachéens eux-mêmes ont disparu. Le résultat est absolument le même que celui qu'on obtient lorsqu'on traite un insecte par la potasse caustique chaude à 10 pour 100. Il va sans dire que la durée totale de la digestion est fonction du volume de la proie, et aussi, dans des limites étendues, de la température ambiante. Les différents tissus résistent aussi d'une manière très inégale au suc digestif. C'est un point sur lequel nous reviendrons.

En résumé, la larve des *Dytiscides* peut être, je crois, très exactement comparée aux appareils d'épuisement de nos laboratoires de chimie, à l'appareil de Soxhlet, par exemple. Ici, comme là, une circulation intermittente de liquide vient solubiliser les matières à extraire qui sont entraînées dans l'appareil où elles s'accumulent, le liquide solvant ou digérant revenant pur un instant après.

Je ferai remarquer que ce mode de digestion constitue une remarquable adaptation au milieu aquatique ; l'extraction des matières nutritives s'opère en quelque sorte au milieu de l'eau *en vase clos*. L'enveloppe de chitine imperméable qui isole la proie est ponctionnée et tout son contenu utilisable passe dans le système digestif de la larve de *Dytiscide* sans avoir subi aucun mélange avec le liquide ambiant.



Afin de montrer que cette interprétation est exacte, j'ai fait de nombreuses expériences, je vais en citer quelques-unes :

a. On agite devant une larve de Dytique une Blatte dont on a sectionné la partie antérieure au-dessous du thorax.

La larve de Dytique enfonce ses crochets dans la Blatte et injecte son liquide noir, mais celui-ci s'échappe au niveau de la blessure des téguments. On voit alors la larve de Dytique changer de place ses crochets à plusieurs reprises.

Après plusieurs tentatives qui ne lui donnent pas satisfaction, elle semble comprendre que cette proie ne saurait lui convenir, et elle la rejette définitivement.

b. Un cube d'albumine d'œuf coagulée au bain-marie est offert à une larve de Dytique qui injecte aussitôt son liquide noir ; mais la plus grande partie de celui-ci s'écoule à l'extérieur, l'albumine se déchire et au bout de quelques instants, la larve rejette cette proie qu'elle juge inutilisable.

D'autre part, un cube d'albumine semblable au précédent, mais *enfermé dans un sac de caoutchouc* très mince est offert à la même larve. Cette fois, le liquide, maintenu par l'enveloppe imperméable opère la digestion qui s'effectue peu à peu.

Je dois dire cependant que la dissolution de cette albumine cuite par le liquide digestif de la larve est infiniment plus lente que celle des tissus frais qui sont toujours préférés.

J'ai fait avec la fibrine des expériences calquées sur celle que je viens de citer. Elles sont peut-être encore plus frappantes dans ce dernier cas, car la fibrine, en raison de sa texture filamenteuse, est absolument inutilisable pour la larve, si elle n'est pas enfermée dans une enveloppe imperméable.

Certains tissus résistent beaucoup au suc digestif des larves des Dytiscides.

Si, par exemple, on leur offre un petit morceau de muscle de Mammifère, de Mouton ou de Bœuf, enfermé dans un petit sac de caoutchouc, les larves le conservent souvent plus de vingt-quatre heures entre leurs crochets.

La manière d'opérer de ces larves varie d'ailleurs dans des

limites assez étendues suivant la nature de l'aliment qui leur est offert. Voici un exemple assez typique.

On donne à une larve de Dytique un petit sac de baudruche contenant des œufs ovariens mûrs de Triton crêté. Après avoir injecté son liquide noir dans le sac, la larve qui n'obtient pas un résultat satisfaisant change plusieurs fois ses crochets de place. Bientôt le sac qui porte de nombreuses blessures laisse échapper le liquide noir qui s'écoule abondamment et, en raison de sa densité, va s'accumuler sur le fond du vase (1). On voit alors la larve presser le sac entre ses crochets et sa lèvre supérieure comme si elle voulait en exprimer le contenu. Elle répète cette manœuvre de plus en plus fréquemment : il semble qu'elle ait reconnu que la sécrétion de liquide digestif ne pouvait lui donner satisfaction dans le cas actuel, car elle en diminue, puis elle en cesse complètement la production. Elle renonce à opérer *chimiquement* et préfère opérer *mécaniquement* sur cette substance qui peut être assez facilement réduite en une bouillie fluide par simple trituration. De plus en plus, la larve fouille en tous sens le contenu du sac au moyen de ses crochets, elle exprime ensuite le sac à la manière décrite. Celui-ci est bientôt complètement vide, il est alors rejeté.

Voici donc un exemple où la larve s'est presque instantanément adaptée à des conditions qu'elle ne rencontre que rarement dans la nature. Elle a su varier son mode opératoire, et le perfectionner notablement tout en faisant l'économie de ses sucs digestifs devenus inutiles.

#### *Modifications histologiques des tissus au contact du suc digestif.*

Ainsi qu'on devait s'y attendre, lorsqu'on interrompt le repas de la larve et qu'on prélève des fragments des tissus des divers organes qui ont subi un contact plus ou moins prolongé

(1) Les larves prenant leur repas étaient toujours immergées soit dans l'eau ordinaire, soit dans le chlorure de sodium à 6 ou 8 pour 1000 si on voulait étudier histologiquement les tissus soumis à leur suc digestif.

avec le suc digestif, on constate des altérations cellulaires évidentes. Je vais en donner quelques exemples.

*Exemple 1.* — Du sang de chien défibriné à la sortie du vaisseau est enfermé dans un petit sac de caoutchouc. On le livre à une larve de Dytique, immergée dans le chlorure de sodium à 1 pour 100. On laisse persister le contact entre le sang et le liquide digestif pendant vingt-deux minutes. À ce moment, on éloigne la larve, on étend un peu de ce sang sur une lame porte-objet, on fixe par le mélange alcool-éther et on colore à l'hématoxyline de Böhmer, puis à l'éosine.

Une autre portion du même sang est restée enfermée dans le chlorure de sodium pendant le repas de la larve ; il ne diffère du premier, que parce qu'il n'a pas subi le contact avec le liquide digestif. Il est traité exactement de la même manière pour servir de « témoin ».

Le sang « digéré » présente des modifications très nettes.

*a.* Les leucocytes ont considérablement diminué de nombre. Il semble donc que ces éléments soient plus attaquables par le suc digestif que les globules rouges.

*b.* Les derniers éléments ont subi une altération remarquable. La plupart d'entre eux présentent un protoplasma clair, au centre duquel on remarque un corpuscule qui s'est intensément coloré par l'hématoxyline. On a ainsi tout à fait l'apparence d'un globule rond qui posséderait un noyau (1). La *dimension* du corpuscule central varie d'ailleurs beaucoup suivant le globule considéré : sa *situation* à l'intérieur du globule varie également. Ces différences sont probablement en rapport avec l'état d'attaque plus ou moins avancé du globule par le suc digestif (pl. I, fig. 3).

Les globules du sang témoin n'ont subi aucune altération.

Le sang des Batraciens soumis dans les mêmes conditions que précédemment au suc digestif montre des modifications d'une autre nature.

(1) Il va sans dire que je n'entends nullement avoir prouvé, par ce moyen, l'existence d'un noyau dans le globule rouge normal des Mammifères, mais il est possible que l'altération remarquable observée puisse être utile pour établir la constitution du globule rouge.

A un premier degré d'attaque, le protoplasma du globule devient granuleux, parfois même vacuolaire. A un stade plus avancé, le protoplasma se gonfle, le noyau du globule s'hypertrophie et se colore avec moins d'intensité, enfin le noyau est mis en liberté par solubilisation du protoplasma du globule (pl. I, fig. 4),

En rapprochant les observations faites sur les globules nucléés de Grenouille et sur les globules anucléés de Chien, il semble qu'on puisse conclure que la phase d'hypertrophie du corpuscule central de ces derniers correspond au degré d'altération maximum de ces globules.

*Exemple 2.* — On prélève un petit fragment de la substance médullaire d'un rein de Chien qui vient d'être sacrifié, on le livre à une larve de Dytique immergée dans le chlorure de sodium à 1 pour 100. Au bout de 10 minutes, on reprend le morceau qu'on fixe par le liquide de Bouin en même temps qu'un morceau témoin qui est resté plongé dans le chlorure de sodium pendant le même temps, mais sans subir l'action du liquide digestif de la larve.

Le rein digéré présente des altérations manifestes (pl. I, fig. 5) qui consistent essentiellement en ce que les cellules épithéliales des tubes urinifères ont presque totalement disparu ; il en reste seulement çà et là quelques îlots qui se sont détachés et qui emplissent la lumière du tube. Le tissu conjonctif du rein a beaucoup mieux résisté, cependant les cellules de ce tissu commencent aussi à s'altérer et en certains points tous les noyaux ont disparu ; on les trouve rassemblés en amas sur d'autres points.

Les altérations de ce tissu rénal sont d'ailleurs très inégales suivant le point considéré ; toutes les zones n'ayant pas subi au même degré le contact du liquide digestif.

Dans un morceau de rein qui avait été livré à la larve enfermé dans une enveloppe de baudruche, les parties altérées se trouvaient surtout à la périphérie, là où le liquide de digestion avait pu surtout exercer son action.

*Exemple 3.* — Nous avons vu que le tissu musculaire de Mammifère résistait longtemps à l'action digestive du liquide des larves de Dytiscides. L'examen d'un morceau de muscle de Mouton soumis pendant vingt-quatre heures à l'action de ce suc injecté par la larve dans un petit sac imperméable, présente des modifications intéressantes (pl. I. fig. 6).

a. La striation du muscle a complètement disparu.

b. Le tissu conjonctif s'est gonflé et les faisceaux musculaires sont maintenant plus séparés les uns des autres qu'à l'état normal.

c. De nombreux microcoques ont envahi les travées du tissu conjonctif et se sont insinués partout entre les faisceaux musculaires. Il semble qu'ici la digestion microbienne vienne se combiner à la digestion enzymatique. J'insiste sur ce fait que la larve tenait toujours le sac entre ses crochets au bout de vingt-quatre heures, que tour à tour, elle aspirait le liquide de digestion puis injectait du liquide « neuf ». C'est dans ces conditions que la culture microbienne s'était faite dans le tissu musculaire.

*En résumé*, nous voyons que tous les tissus sont profondément modifiés par le suc digestif de la larve, alors qu'ils sont encore contenus dans la proie. Le fait est vrai, même pour les tissus fluides comme le sang.

La larve des Dytiscides ne se nourrit donc pas ainsi qu'on l'admet habituellement en aspirant le sang de ses victimes ; elle opère au contraire, une véritable *digestion externe* à son propre organisme. La digestion interne vient ensuite compléter cette digestion externe.

#### *Les phénomènes digestifs envisagés à l'intérieur des larves des Dytiscides.*

Nous connaissons suffisamment les phénomènes qui se passent à l'intérieur de la proie.

Il nous faut étudier maintenant par quel mécanisme le liquide

digestif est d'abord injecté dans la proie, puis réintroduit dans le tube digestif de la larve. Il nous faut connaître l'origine de ce liquide digestif, son action physiologique. Il nous faut enfin étudier le rôle de cet énorme cœcum, dépendance de l'intestin postérieur.

1<sup>o</sup> *Physiologie de l'intestin antérieur et de l'intestin moyen de la larve.* — L'étude des phénomènes qui vont nous occuper se font aisément sur des larves de *Dyticus* ou de *Cybisteter* de moyenne taille et qui ont mué récemment. Dans ces conditions, les téguments sont très transparents et au moyen du microscope binoculaire, on parvient, en disposant son animal sur un fond approprié, et en l'éclairant convenablement à suivre très exactement tout ce qui se passe à l'intérieur du tube digestif.

Prenons une larve dans les conditions requises, et supposons qu'elle n'ait pas mangé depuis trois ou quatre jours. En examinant sa face ventrale, nous pourrions d'abord constater que son *ventricule chylique* est rempli par un liquide noirâtre. Si la larve est bien tranquille, nous verrons des contractions péristaltiques naître au niveau du pharynx, se propager à l'œsophage, puis au ventricule chylique à l'extrémité duquel elles s'éteignent, l'intestin restant dans un état d'immobilité parfaite. Le rythme de ces contractions est irrégulier, ou plutôt, il existe deux rythmes qui se superposent ; de sorte qu'il se produit un certain nombre de contractions qui se succèdent à raison de douze par minutes, puis il se produit un long repos, et les contractions reprennent ensuite au rythme indiqué.

La larve de *Dytique* ou de *Cybisteter* étant en cet état, offrons-lui une larve de *Chironomus* qui présente l'avantage pour cette recherche d'avoir un sang intensément coloré en rouge par l'hémoglobine. Nous assistons au phénomène décrit : ponction des téguments de la proie par les crochets, moment d'attente pendant lequel le venin est sans doute inoculé, puis tout à coup, des contractions antipéristaltiques se manifestent au niveau du ventricule chylique ; contrairement à ce qui se

passait il y a un instant, ces contractions naissent au point de jonction du ventricule et de l'intestin, au pylore, si l'on veut. On voit le liquide noir refluer vers le haut ; il envahit l'œsophage le pharynx se dilate et se remplit à son tour, puis il se contracte et injecte le liquide digestif dans la proie à travers les crochets.

Alors l'appareil digestif entre en repos pour un certain temps, variable suivant le volume de la victime et aussi suivant la température extérieure. Lorsque la dissolution des tissus s'est suffisamment opérée au contact du liquide digestif, la larve aspire le suc du ventricule.

Les muscles suspenseurs (dilatateurs) des canaux de la tête entrent en contraction : le liquide qui emplit la proie envahit le pharynx qui se teinte de rouge. Celui-ci se contracte et projette le liquide qu'il contient dans l'œsophage. L'opération précédente recommence l'instant d'après, de sorte qu'on voit l'œsophage se remplir d'une file d'index de liquide coloré. Quand il en est rempli, il naît à son niveau une contraction péristaltique qui entraîne tous ces index dans l'estomac au fond duquel ils s'accumulent.

Le même phénomène recommence bientôt, de sorte que l'estomac (ventricule chylique) se remplit peu à peu de liquide coloré.

Il est remarquable que l'intestin reste tout à fait vide au cours de cette première phase de la digestion.

Lorsque la proie a été complètement vidée par une série de coups de pompe aspirante, on la voit tout à coup se remplir de liquide noir et les phénomènes précédents recommencent jusqu'à ce qu'il ne reste plus que l'enveloppe chitineuse parfaitement nettoyée de toutes ses parties molles.

D'où vient ce liquide noir ? Ce n'est certainement pas le liquide du précédent « épuisement », car il était très nettement coloré en rouge comme nous l'avons dit ; d'ailleurs ce liquide chargé de produits de digestion séjourne en ce moment dans la dernière portion du ventricule chylique, celle qui est d'un

calibre déjà rétréci et qui précède immédiatement l'intestin. Là, sans doute, s'achève la digestion.

Le liquide digestif qui est injecté dans la proie et qui va servir à un second « épuisement » est sans doute du liquide « neuf » qui est sécrété par les glandes qui couvrent la paroi du ventricule chylique.

Il est possible que le liquide chargé des produits de la digestion soit injecté dans les culs-de-sac qui garnissent le fond du ventricule et là, peu à peu résorbé ; les culs-de-sac supérieurs continuant à fournir du liquide « neuf » qui est injecté dans la proie.

Il nous faut maintenant discuter le point qui a été soulevé par de Gêr et que nous avons déjà exposé page 115.

La larve peut-elle absorber ses aliments par une voie autre que celle des canaux mandibulaires ?

Il semble que la disposition de la bouche permette déjà de répondre avec certitude par la négative. Mais j'ai voulu faire quelques expériences à ce sujet.

Elles ont consisté à placer la larve de Dytique dans des conditions où elle serait incitée à utiliser son autre mode de préhension des aliments, si elle en possédait un.

a. A certaines larves, j'ai coupé la pointe d'un des crochets.

Les larves ainsi mutilées utilisent alors uniquement le crochet intact pour ponctionner leur proie ; le moignon de la seconde mandibule est d'ailleurs très adroitement employé pour diriger et maintenir la proie au contact de la mandibule intacte.

Chose curieuse, le liquide digestif coule *uniquement* par le crochet intact à l'intérieur de la proie ; il ne s'en perd pas une seule goutte par le crochet coupé. Il existe donc un dispositif qui permet à volonté à la larve d'obturer un des *Canaux transversaux*. Vers le milieu de chacun de ces canaux vient en effet s'insérer une apophyse chitineuse qui doit être en relation avec ce mécanisme. La voûte molle du canal latéral doit entrer dans la gouttière sous-jacente et obturer le conduit ou au contraire se soulever et rétablir la perméabilité suivant la position



qu'elle occupe. Les mouvements de bascule de cette apophyse se produisent par la contraction de muscles qui s'insèrent d'autre part sur le squelette chitineux de la tête.

b. A d'autres larves, on coupe les deux crochets. Ces dernières larves se laissent mourir d'inanition même lorsqu'on met à leur disposition des proies molles comme de petits têtards de Grenoble.

Il semble donc bien qu'on puisse conclure que les canaux mandibulaires constituent la seule voie possible d'introduction des aliments dans le tube digestif de la larve des Dytiscides.

Avant d'aborder l'étude des phénomènes physiologiques de la digestion dans la troisième section du tube digestif, je voudrais dire un mot de ce qu'on peut appeler sans exagération : *l'Intempérance de la larve*.

*Exemple 1.* — A une larve de Dytique du poids de 0 gr. 78, on donne un poisson (*Phoxinus phoxinus*) du poids de 0 gr. 75. Elle « épuise » sa proie de 1 h. 35 à 10 heures du soir. A ce moment, elle rejette le poisson qui n'est plus constitué que par le squelette recouvert de la peau flasque et d'ailleurs intacte.

La larve, à ce moment, pèse 1 gr. 15. Elle a donc gagné 0 gr. 47. Elle a donc augmenté de 60 pour 100 de son poids !

*Exemple 2.* — Une larve à jeun pèse 0 gr. 88.

A midi 10, on lui donne du sang de lapin défibriné contenu dans un petit sac de baudruche.

A 2 h. 35, elle a vidé le sac et pèse 1 gr. 38. Elle a donc gagné 0 gr. 50, soit 57 pour 100 de son poids primitif.

Elle n'est pas rassasiée, car, mise en présence d'une nouvelle enveloppe de baudruche remplie de sang, elle s'empresse d'y enfoncer ses crochets et continue à se gorger. — Par suite de circonstances indépendantes de ma volonté, il m'a été malheureusement impossible de prendre son poids après ce nouveau repas.

A la suite de ces repas trop copieux, les larves se trouvent quelquefois dans une situation assez fâcheuse. Lorsqu'on les place dans un vase avec des herbes aquatiques, elles s'accrochent

avec leurs pattes à quelque fragment de tige, de manière à ce que leurs stigmates affleurent à la surface de l'eau et qu'elles puissent satisfaire à leur besoin d'oxygène qui, à ce moment, est très impérieux.

Mais si on les place dans un vase de verre à parois verticales, elles font d'inutiles efforts pour se maintenir à la surface de l'eau. Les flotteurs de la partie postérieure qui les soutiennent facilement en temps normal, sont devenus insuffisants en raison de l'augmentation du poids considérable de la larve. Celle-ci coule donc à pic et tombe sur le fond du vase où, très rapidement, elle est prise de phénomènes asphyxiques.

Ceux-ci se manifestent de différentes manières, et c'est un point sur lequel nous reviendrons quand nous étudierons la respiration de ces animaux. Mais disons tout de suite, qu'il se produit dans ces conditions une régurgitation des matières alimentaires; le ventricule chylique se contractant (1), rejette à l'extérieur une partie des matériaux nutritifs qui s'y étaient accumulés.

Il semble bien qu'il s'agisse là d'un curieux mécanisme de défense, mis en œuvre sous l'influence du phénomène de l'asphyxie. La larve ayant rejeté une quantité suffisante de son trop-plein stomacal peut, en effet, flotter de nouveau.

Ce phénomène présente encore un certain intérêt à un autre point de vue. En effet, si les crochets sont en demi-adduction, c'est-à-dire dans la situation qu'ils occupent lorsque la larve les maintient enfoncés dans ses victimes, le vomissement se produit par l'ouverture située au voisinage de la pointe. Dans cette situation, le canal mandibulaire communique donc par sa base avec les canaux transversaux qu'il prolonge.

Au contraire, il arrive que la larve au moment de la régurgitation, écarte ses mandibules au maximum de chaque côté de la tête; dans ces conditions, la sortie des matières alimentaires se fait aux *deux coins de la bouche*, c'est-à-dire aux extrémités

(1) Bien entendu, il est impossible de décider avec certitude si le phénomène est produit par la contraction des muscles du tube digestif ou par ceux de la paroi du corps.

des canaux transversaux. Dans cette situation des crochets, la base de leurs canaux ne se trouve donc plus en contact avec les voies digestives qui suivent.

*Intestin postérieur.* — Nous ne dirons rien de l'intestin proprement dit ; il est identique comme disposition et structure à celui de la majorité des insectes carnassiers et de leurs larves. J'ai préféré faire porter mes investigations sur des points qui semblaient promettre une plus riche moisson de faits.

Incidemment, j'ai pu constater un fait assez curieux, mais qui avait été vu avant moi, sur d'autres insectes par plusieurs anatomistes, notamment par MARCHAL (1892), LÉGER et DUBOSCQ (1899) et par HENNEGUY (1904, p. 81).

Lorsqu'on dissèque une larve dont la digestion est assez avancée dans le chlorure de sodium à 6 pour 1.000, on constate que ses tubes de Malpighi présentent des mouvements vermiculaires extrêmement accentués. Ceux-ci sont particulièrement intenses quand la température du liquide dans lequel l'animal est plongé est au voisinage de 30 degrés.

*Rôle physiologique du Cæcum.* — Je me suis attaché au contraire à déterminer le rôle du cæcum. Ce diverticule de l'intestin postérieur est toujours très développé chez toutes les larves de Dytiscides, mais dans celles de *Dytiscus* et de *Cybisteter*, il atteint souvent des dimensions énormes. Quand on dissèque une de ces larves, on constate qu'il est logé immédiatement sous l'enveloppe de chitine constituée par les tergites des anneaux ; il recouvre et masque complètement l'intestin, le ventricule chylique, l'œsophage et le pharynx. Il n'est même pas rare de le voir pénétrer dans la cavité crânienne et s'insinuer entre les grosses trachées de la région.

En somme, il est à lui seul, presque aussi volumineux que tout le reste du tube digestif.

Il m'a semblé que pour comprendre le rôle de cet appareil, il convenait de voir comment il se comportait aux différents stades de la digestion. Voici le résultat de ces recherches.

1<sup>er</sup> exemple. — *Larve à jeun.* — Larve de *Cybisteter* capturée depuis plusieurs jours et laissée à jeun.

La partie initiale de l'estomac, celle qui fait suite immédiatement à l'œsophage est remplie du produit de sécrétion du ven-

tricule chylique, et, à tel point qu'il s'est formé, dans cette région, une dilatation ampullaire.

La portion suivante de l'estomac est vide, ainsi que l'intestin proprement dit. C'est la disposition que nous avons déjà indiquée chez la larve à jeun; tout est prêt pour l'injection d'une proie dès qu'elle se présentera.

*Cæcum.* Enorme, transparent, rempli d'un liquide limpide. Sa portion distale est rétrécie et repliée sous le corps de l'organe distendu.

2<sup>e</sup> exemple. *Larve morte d'inanition.* — Jeune larve de *Dytique* de 35 millimètres de longueur, on la dissèque très peu de temps après sa mort.

L'intestin est vide (1).

*Cæcum.* Il remonte très haut, il mesure 18 millimè-

tres de longueur depuis son embouchure avec l'intestin jusqu'à sa partie distale.

Le rectum et la partie inférieure du cæcum sont remplis d'un

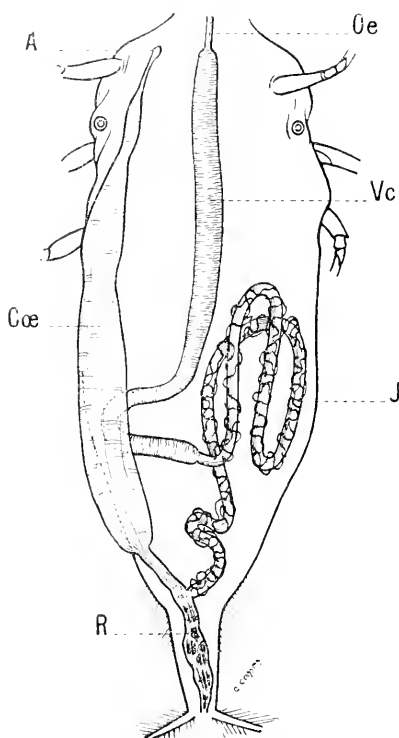


Fig. 10. — Larve de *Dyticus marginalis*. L'animal est disséqué plusieurs jours après un repas copieux. Le cæcum est distendu par un liquide transparent.

œ : œsophage; V. c. : ventricule chylique; I : intestin entouré des tubes de Malpighi; R : rectum; Cœ : cæcum; A : ampoule du cæcum.

(1) Mes notes ne contiennent pas d'indication sur l'état du ventricule chylique. Il était très probablement vide.

liquide noirâtre épais qui semble bien être le suc ventriculaire.

La partie distale du cœcum est gonflée par un liquide transparent qui tient en suspension des grumeaux noirâtres. L'examen microscopique révèle la présence de très nombreux micro-organismes ; Spirilles, Protozoaires, Bactéries.

Ce dernier liquide possède l'odeur désagréable qui appartient aussi aux déjections de la larve.

*3<sup>e</sup> exemple. Larve sacrifiée au milieu d'un repas.* — Jeune larve à jeun depuis deux jours. On lui donne une chenille de micro-lépidoptère dont la cavité a été injectée avec une poudre violette. Elle mange pendant 10 minutes. On la sacrifie alors et on la dissèque immédiatement.

L'œsophage et le ventricule chylique sont remplis d'une bouillie jaunâtre qui contient de nombreuses particules violettes (celles-ci étaient assez fines pour franchir les canaux mandibulaires).

Il n'y a donc pas de doute que ces matières alimentaires proviennent du repas qui a été interrompu.

L'intestin grêle entouré des tubes de Malpighi est absolument vide.

*Cæcum.* Sa partie proximale est dilatée sous forme d'une ampoule sphérique remplie d'un liquide absolument limpide. A cette ampoule, fait suite la partie médiane qui est vide, réduite à un cordon transparent difficilement visible.

La partie distale est de nouveau dilatée sous forme d'une ampoule sphérique, contenant des granulations noires.

L'examen microscopique de ces particules révèle la présence de nombreux microcoques dont beaucoup sont colorés, d'algues vivantes en particulier de Diatomées, enfin de nombreux résidus alimentaires. Le rectum était vide.

*4<sup>e</sup> exemple.* — *Larve sacrifiée après deux repas successifs.* —

Jeune larve de Dytique qui vient de muer et qui est à jeun depuis plusieurs jours. Elle mange une première larve de *Chironomus* de belle taille ; puis immédiatement après, une seconde.

*Cæcum.* Dès qu'elle commence son second repas, on voit par

transparence le liquide noir de la précédente digestion qui traverse l'intestin et vient remplir le cœcum.

5<sup>e</sup> exemple. — *Larve ayant fait un repas copieux 12 heures auparavant.* — Larve de Dytique de taille moyenne. Le 25 mai, à 9 heures du soir, on lui donne d'abord une grosse larve de Chironomus, puis une chenille de Noctuelle dont on a vidé l'intestin et à laquelle on a injecté du carmin réduit en poudre fine et mis en suspension dans le chlorure de sodium à 8 pour 100.

Le 26 mai, à 9 heures du matin, on serre une ligature autour du cou de la larve et on la soumet aux inhalations de vapeurs d'éther. Elle s'endort rapidement. On la dissèque dans le chlorure de sodium à 6 pour 1000.

Le *ventricule chylique* est rempli d'une bouillie noire. Sa dernière portion (partie cylindrique) présente déjà une teinte rougeâtre qui révèle la présence à ce niveau d'une certaine quantité de carmin (pl. II, fig. 8).

Le début de l'intestin est indiqué par un étranglement bien marqué au niveau duquel cessent les stries transversales qui caractérisent le ventricule chylique.

L'*intestin* présente une série d'index de carmin séparés par des parties vides, incolores ; il est animé de mouvements péristaltiques énergiques.

Le *rectum* est rempli de carmin.

Le *cæcum* est bourré de carmin à son point d'aboutissement avec l'intestin, on trouve ensuite une série d'index ; la partie distale est dilatée sous forme d'ampoule sphérique également remplie de carmin.

Le rectum et le cœcum présentent sur toute leur longueur une suite de rétrécissements annulaires qui leur donne un aspect *moniliforme* ; on a la sensation très nette que le cœcum est un diverticule du rectum.

De temps en temps, le rectum se contracte violemment et projette du carmin dans le cœcum.

L'ampoule rectale se contracte elle-même rythmiquement et brasse le carmin qu'elle contient.

Après avoir cité ces quelques expériences choisies parmi beaucoup d'autres faites sur le même sujet, je vais essayer de tirer les conclusions qui en découlent au sujet de la physiologie des dernières voies digestives des larves des Dytiscides.

1<sup>o</sup> Au cours du repas, le liquide digestif retour de la proie s'accumule dans la cavité du ventricule chylifique. La digestion commencée s'achève là. La plus grande partie des phénomènes d'absorption s'y produisent aussi sans doute comme nous le verrons plus tard.

2<sup>o</sup> A un stade plus avancé de la digestion, 12 heures après un repas copieux par exemple, il s'est produit un triage très net entre les matières digestibles qui séjournent encore dans le ventricule chylifique, au contact des sucs digestifs qui achèvent leur transformation et les substances *réfractaires* (carmin), qui sont traitées comme *résidus*.

Celles-ci traversent rapidement l'intestin et gagnent le rectum qui, par des mouvements antipéristaltiques, les refoule dans le grand cœcum où elles s'accumulent.

3<sup>o</sup> Si deux repas se succèdent à court intervalle, les produits du premier repas qui n'ont pas encore achevé leur transformation, traversent rapidement les voies digestives situées en aval et gagnent le grand cœcum où elles séjournent jusqu'à achèvement de leur transformation. Elles seraient ensuite refoulées par l'intestin grêle dans le ventricule chylifique.

(Je dois cependant faire toutes réserves sur ce point que je ne considère pas comme suffisamment établi).

Cet emmagasinement provisoire dans le cœcum éviterait le mélange d'une digestion en cours, avec une nouvelle digestion.

On sait que c'est une tendance de la physiologie récente d'admettre cette séparation des stades plus ou moins avancés de la digestion des aliments.

(Expériences sur l'ingestion de pâtes différemment colorées qui forment dans l'estomac des sphères concentriques qui s'emboîtent. Estomacs multiloculaires des Cétacés, etc. C'est

un point de physiologie que je ne veux qu'effleurer et que je me réserve de développer dans un autre travail.

4<sup>o</sup> Lorsque la digestion est achevée, les résidus s'accumulent dans le cœcum. Ils sont noyés au milieu d'une grande quantité de liquide très limpide. La défécation a lieu alors ; je l'ai souvent observée, elle se produit d'une manière très spéciale. La larve s'accroche au moyen de ses pattes à une plante aquatique ; elle soulève son dernier anneau au moins à un centimètre au-dessus de l'eau, elle la recourbe en arrière et lance *très loin* d'elle un puissant jet de matières fécales d'une odeur très désagréable.

On peut quelquefois provoquer cet acte de défécation, en saisissant la larve au moyen de pinces par la partie postérieure.

Ce mode particulier de défécation paraît avoir un double rôle.

Le but principal est d'éviter la contamination des stigmates par les matières fécales. Ceux-ci, nous le verrons, sont situés à la partie postérieure de la larve, au voisinage de l'anus. S'ils sont touchés par les matières fécales qui contiennent toujours des matières grasses extrêmement septiques, c'est un arrêt de mort pour la larve. Si celle-ci est contenue dans un vase de petite dimension, elle meurt presque fatalement le surlendemain d'un repas copieux, surtout lorsque celui-ci est riche en graisses. Le même accident ne se produit pas chez les larves à jeun. Il ne se produit pas non plus si la larve est placée dans un bac de dimensions suffisantes et si l'eau contient des plantes vertes. Elle ne meurt pas non plus comme précédemment de septicémie si, placée dans un petit vase après un repas copieux, on additionne l'eau du vase d'une certaine quantité d'eau oxygénée du commerce, dont la réaction est acide, ou même simplement d'une faible quantité d'acide chlorydrique.

A la fin de la digestion, le grand cœcum qui est distendu par une quantité relativement considérable de liquide permet à la larve de faire un véritable « *lavage rectal* » qui entraîne au loin les matières fécales et préserve les stigmates de toute contamination.



C'est là, j'en ai conscience, une conclusion qui peut paraître un peu surprenante à première vue. Je ne l'ai point acceptée sans une abondance de preuves qui ont fini par entraîner ma conviction. On trouvera ces preuves énumérées successivement au cours de ce travail, lorsque j'étudierai la digestion des Dytiscides adultes, et celles des Hydrophilides et de leurs larves.

*En résumé*, on voit que le cœcum a des fonctions multiples ; c'est un diverticule dans lequel peut probablement s'achever une digestion déjà commencée et interrompue par l'arrivée de nouveaux aliments moins attaqués et qui ont avantage à être « travaillés » à part.

C'est un magasin dans lequel s'accumulent les matières réfractaires à la digestion. C'est surtout une *ampoule contractile* qui se remplit de liquide à la fin de la digestion et qui sert à produire un véritable lavage rectal qui entraîne au loin les matières septiques si dangereuses pour les voies respiratoires très proches, et c'est enfin un organe de défense qui sert à éloigner un ennemi par un jet de *liquide* noirâtre d'odeur repoussante (1).

## CHAPITRE II

### DIGESTION DES DYTISCIDES (IMAGINES.)

#### I. — Anatomie de l'appareil digestif.

##### A. *Dytiscus marginalis*. L. *Imago*.

Il m'a semblé qu'il y avait un véritable intérêt à comparer aux points de vue *morphologique* et *physiologique* le tube digestif des Coléoptères Dytiscides à ceux de leurs larves. A première vue, ces insectes sont extrêmement différents de leurs larves

(1) Il est bien curieux de constater que la teinte noire du liquide tient probablement comme nous le verrons, à la présence des produits de l'action d'une tyrosinase. Un rapprochement s'impose avec le liquide noir défensif des Céphalopodes.

aussi bien sous le rapport de l'anatomie externe que sous celui de la constitution de l'appareil digestif.

Un examen plus approfondi permet d'établir des rapprochements bien inattendus entre le tube digestif de la larve et celui de l'*Imago*. L'étude des phénomènes digestifs montrera que la parenté des deux systèmes est encore plus étroite qu'on ne pouvait le supposer.

APERÇU DE L'ANATOMIE EXTERNE. — Je serai très bref à ce sujet. Le *Dytique* est un animal si répandu et si fréquemment utilisé dans les laboratoires qu'il est absolument inutile d'en fournir une description exacte que tous les biologistes ont présente à l'esprit.

Je ferai seulement remarquer que sa forme extérieure est absolument différente de celle de sa larve. Tandis que celle-ci était formée de segments subcylindriques emboîtés les uns dans les autres, placés à la file et nettement distincts constituant un organisme très allongé par rapport à sa largeur, le *Dytique Imago* se présente sous la forme d'un animal beaucoup plus ramassé sur lui-même, très trapu. Les différents segments abdominaux se sont raccourcis, élargis, ont pénétré plus profondément les uns dans les autres. Ils sont recouverts par des élytres lisses ou striées longitudinalement. Le thorax court, large, s'est échancré pour recevoir la partie postérieure de la tête.

En résumé, dans l'ensemble, on a un Coléoptère à section ovale, les aspérités se sont émoussées ou résorbées. Toutes ces modifications sont le résultat d'une adaptation parfaite au milieu aquatique. La forme de l'animal lui permet de glisser dans l'eau avec la plus grande facilité ; le frottement dans la progression en avant est réduit au minimum.

La forme des membres s'est modifiée dans le même sens. La troisième paire de pattes notamment qui est surtout utilisée dans la progression a subi une série d'adaptations qui en ont fait une paire d'avirons au moyen desquels l'animal se déplace dans l'eau avec une aisance et une rapidité extrêmes.

A part quelques différences accessoires, les autres Dytiscides que nous utiliserons : *Hydaticus* (*Acilus*) (1), sont construits sur le même plan que le Dytique. Ils ont des allures et des mœurs très semblables.

HISTORIQUE. — RAMDOHR (1811) est le premier auteur qui, à ma connaissance, ait donné une description et une figure du tube digestif des Dytiscides. Dans la planche II de son ouvrage, il figure avec une exactitude suffisante le tube digestif du *Dyticus* (*Acilus*, *Hydaticus*) *sulcatus*, et celui du *Dyticus striatus* (2).

Il a bien vu la division en œsophage, jabot, gésier (*Faltenmagen*), ventricule chylifique ou estomac, intestin, rectum et cœcum ou ampoule rectale.

Il figure aussi assez exactement la partie terminale de l'intestin du *Cybisteter Roeschlii* (*lateri-marginalis*). Pour cette dernière espèce et le *Dyticus striatus*, il indique bien les *glandes rectales*.

DUTROCHET (1818) apporte peu de faits nouveaux sur la question.

BURMEISTER (1832) donne une figure exacte de l'appareil digestif du Dytique, bien qu'elle soit réduite à un simple contour. Il a bien vu notamment que l'intestin moyen présentait deux parties distinctes à considérer : l'une, antérieure, couverte de longues villosités, l'autre, postérieure, sur laquelle ces prolongements sont très réduits.

LACORDAIRE (1838) (Pl. 14, fig. 2) donne un dessin assez exact de l'appareil digestif du *Cybisteter*. Sa description morphologique est satisfaisante, mais ses connaissances histologiques sont erronées sur plusieurs points comme nous le verrons.

BLANCHARD (1868) donne une description très succincte de

(1) L'*Imago* du *Cybisteter lateri-marginalis* m'a paru être infiniment plus rare que la larve : je n'ai point utilisé cette espèce à l'état parfait.

(2) Il m'a été impossible d'identifier avec certitude ce dernier insecte.

l'appareil digestif du Dytique. Il distingue nettement les différents segments ; il en donne une idée assez exacte, notamment du cœcum, mais il se méprend sur le rôle du gésier auquel il attribue à tort, nous le verrons, le rôle d'un appareil de mastication.

PLATEAU (FÉLIX) (1874) nous donne un travail soigné et très documenté, une description détaillée de l'appareil digestif du *Dyticus marginalis* avec quelques aperçus sur le tube alimentaire de quelques autres Dytiscides (*Hydaticus*).

Nous exposerons et nous discuterons ses résultats en nous occupant de chaque division du tube digestif.

BORDAS (1901) attribue au *gésier* un rôle de « trituration ultime des aliments ». L'auteur revient à deux reprises différentes sur cette opinion à laquelle il semble tenir particulièrement.

BORDAS (1906) dans un second travail étudie l'*ampoule rectale* chez divers types de Dytiscides.

Il voit bien les différences de forme qui différencient l'intestin terminal des *Agabus* de celui des *Acilus* (*Hydaticus*) et de ceux des *Dyticus* et *Cybisteter*.

Il indique la structure histologique de l'organe dans ses grands traits.

Enfin, il attribue à l'*ampoule rectale* une triple fonction. Ce serait :

1<sup>o</sup> Un organe défensif au moyen duquel l'insecte peut projeter un jet de matière fécale pour éloigner son ennemi ;

2<sup>o</sup> Un réceptacle pour les matières fécales ;

3<sup>o</sup> Un appareil hydrostatique, une sorte de vessie natatoire qui « permet à l'animal de se maintenir en équilibre quand son extrémité abdominale vient respirer à la surface de l'eau. »

Je suis d'accord avec Bordas au sujet des deux premières fonctions qu'il attribue à l'ampoule rectale, mais je ne saurais admettre le rôle « d'appareil hydrostatique » pour cet organe. Les raisons de notre divergence d'opinion sur ce dernier point seront exposées à leur place.

*Anatomie de l'appareil digestif. a. Intestin antérieur (fig. 11).*

L'*armature buccale* est celle des insectes du type broyeur. Entre les deux lèvres supérieure et inférieure se trouvent deux puissantes *mandibules* et deux mâchoires munies de leurs palpes.

Vient ensuite l'œsophage, long tube d'un blanc jaunâtre, qui s'évase à sa partie inférieure pour former une dilatation ovale à laquelle on a donné le nom de *Jabot* (Ja).

Un appareil très spécial termine l'intestin antérieur; on lui a donné le nom impropre de *Gésier* (*Kaumagen* des Allemands) (Ge.) voulant ainsi faire avec un organe du tube digestif des oiseaux un rapprochement qui ne s'imposait

en aucune façon puisque, ainsi que nous le verrons, chez les Dytiscides tout au moins, les deux organes ont une fonction essentiellement distincte.

Je me suis efforcé d'étudier cet organe avec soin. Sa structure en est si compliquée que je crains que ma description, même

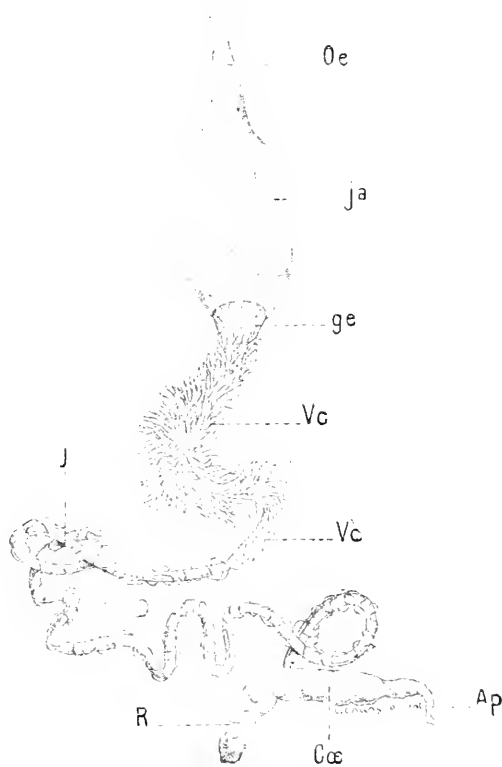


Fig. 11. — *Dytiscus marginatus* (imago). Appareil digestif 24 heures après un repas copieux. (Le jabot est distendu par les aliments, les autres portions du tube digestif sont vides et rétractées sur elles-mêmes).

Oc : œsophage ; Ja : jabot ; Ge : gésier ; V.c. : ventricule chylifique ; V'e : fin du même organe ; I : intestin entouré des tubes de Malpighi ; R : rectum ; Cœ : cœcum ; Ap : appendice cœcal.

appuyée de figures ne puisse pas en donner une idée très claire.

Vu en place (Ge, fig. 11), c'est un organe de forme conique la base du cône étant tourné vers le haut et prolongeant le Jabot, la pointe se perdant au milieu des premières villosités du *Ventricule chylique*. De nombreuses trachées rampent sur sa face externe.

Sectionnons maintenant transversalement le jabot dans sa partie inférieure, nous verrons apparaître la base du gésier. Cette base a la forme d'un octogone dont chaque côté serait infléchi en son milieu (1) (pl. II, fig. 9). D'autre part, tous les côtés ne sont pas égaux entre eux, il y en a quatre grands et quatre petits qui alternent.

Chacun de ces côtés forme la base d'une dent triangulaire. Toutes ces dents convergent vers un centre commun en s'enfonçant. Il y en a quatre grandes et quatre petites correspondant respectivement aux grands et aux petits côtés.

Il résulte de cette disposition un organe infundibuliforme qu'on peut comparer avec beaucoup d'exactitude à une fleur de *Convolvulus* (2). Les bords externes des pétales seraient enroulés sur l'extérieur et se continueraient par une membrane chitineuse molle qui n'est que le prolongement de la paroi du *Jabot* : Deux dents voisines sont réunies entre elles par une membrane chitineuse molle et gaufrée qui se replie en-dessous pour laisser les bords des deux dents arriver au contact. Les bords de chacune des dents sont garnis de longs poils chitineux (pl. II, fig. 10).

J'insiste sur ce fait que tant que le *gésier* est au repos, les dents arrivent au contact les unes des autres par leurs bords et leurs pointes, ce n'est qu'en pressant sur le centre de l'appareil, ou mieux en le fendant et en tirant sur les deux extrémités qu'on déploie les gouttières qui apparaissent alors avec leur partie blanchâtre et gaufrée (pl. II, fig. 11).

(1) Le diamètre de cet octogone est d'environ trois millimètres.

(2) Cette comparaison semble s'imposer car je vois que BORDAS (1901) s'en sert aussi.

Des muscles striées réunissent ces différentes parties entre elles.

Voici maintenant comment il faut comprendre le fonctionnement de cet organe. Supposons qu'un liquide contenant en suspension des particules solides soit renfermé dans le *jabot* ; il tombe dans l'organe infundibuliforme décrit, donc à l'intérieur de la corolle de la fleur de *Convolvulus* ; le liquide va s'infiltrer à travers les poils chitineux dans les huit gouttières qui séparent les dents entre elles. Ces gouttières forment des espaces capillaires qui convergent vers le bas à la pointe de l'organe, c'est-à-dire à l'entrée du *ventricule chylique*. L'appareil constitue donc un *filtre* qui arrête les particules solides sur le grillage des poils chitineux et les maintient dans le *gésier* et qui permet, au contraire, aux liquides de passer du *jabot* dans le *ventricule chylique*.

En résumé, le *gésier* est un appareil filtrant interposé entre le *jabot* et le *ventricule chylique*.

En réalité, sa constitution est beaucoup plus compliquée que je ne l'indique, il faudrait un mémoire spécial pour la décrire en détail ; je l'ai schématisée et je n'en ai pris que les parties qui sont essentielles pour comprendre son fonctionnement.

Nous verrons l'appareil à l'œuvre dans un instant sur l'animal vivant.

*Ventricule chylique*. Il fait suite immédiatement au *gésier*. C'est un organe cylindrique hérissé de villosités. Il se termine par un rétrécissement auquel fait suite l'intestin (fig. 11 Vc, Vc').

Comme dans l'organe homologue de la larve, on peut le subdiviser en deux régions : l'une antérieure, couverte de longues villosités blanches, l'autre postérieure, qui confine à l'intestin et qui porte des villosités beaucoup plus courtes (Vc').

Comme la partie homologue du tube digestif de la larve, le ventricule chylique est l'organe qui sécrète le suc digestif.

*Intestin.* C'est un tube cylindrique pelotonné sur lui-même et entouré des tubes de Malpighi qui débouchent à son origine (fig. 11 I.)

Il se jette comme chez la larve dans un tube beaucoup plus gros qui forme avec lui un angle droit.

Cette dernière partie de l'intestin est le *rectum* R prolongé lui-même vers le haut par le *cæcum* Cœ ; enfin la partie distale du cæcum se rétrécit pour constituer une sorte d'appendice.

A l'anus viennent déboucher deux glandes, les *Glandes anales* qui n'ont pas été figurées ici.

Il semble bien, en effet, qu'on ne puisse pas les considérer comme une annexe du tube digestif. DIERCKX (1899) a montré qu'elles avaient plutôt pour fonction de graisser les téguments postérieurs de l'abdomen, afin de les maintenir dans un état *hydrofuge* nécessaire pour que l'acte respiratoire s'accomplisse normalement.

Nous reviendrons sur ce point en étudiant les phénomènes respiratoires.

## II. — Histologie de l'appareil digestif.

L'*œsophage* et le *jabot* ont une structure analogue. Sur une coupe transversale, en allant de l'intérieur vers l'extérieur, on rencontre successivement :

a. Un revêtement de chitine épais qui présente des caractères très particuliers qu'on saisit bien surtout en examinant l'organe étalé à plat. La cuticule chitineuse s'élève sous forme de plis saillants qui s'accroissent à mesure qu'on descend vers le jabot et qui s'anastomosent de manière à donner à la surface un aspect gaufré. Dans l'intervalle de la saillie des plis sont implantés des poils chitineux, dirigés vers les parties postérieures du tube digestif, disposés en somme pour empêcher le retour des aliments vers la bouche.

Cette disposition de la cuticule a été figurée assez exactement



par BURMEISTER (1832) et surtout par PLATEAU (1874, Pl. I, fig. 3, 4, 5), j'ai donc jugé inutile de la reproduire à nouveau.

Vers l'extérieur, nous rencontrons la couche de *cellules chitino-gènes* ; c'est la matrice de la couche précédente. Elle est formée de cellules épithéliales disposées sur un ou deux rangs ; elles sont noyées dans la partie la plus externe de la couche de chitine à l'intérieur de laquelle elles envoient un ou plusieurs prolongements ; elles offrent quelque ressemblance avec les cellules du cartilage. Elles ne forment pas une couche continue, mais laissent entre elles des vides assez considérables (pl. II, fig. 12, Ep. chit.).

Nous trouvons ensuite deux couches de *fibres musculaires striées* qui atteignent une grande épaisseur dans le jabot. Les fibres *intérieures* ont une direction *longitudinale*, les *extérieures* une direction circulaire.

*Gésier.* C'est en somme une modification assez simple de la partie inférieure du *jabot* qui s'est différencié ainsi que nous l'avons vu déjà pour constituer un appareil de filtration. Le revêtement chitineux déjà épais dans l'œsophage s'hypertrophie considérablement en huit zones symétriques par rapport au centre, ces zones *inégaies* et alternantes forment les huit lames qui s'avancent dans la lumière de l'organe. Elles sont couvertes, comme nous l'avons déjà vu de longs cils chitineux jaunes qui, par leur intrication constituent l'appareil de filtration. A la partie profonde des lames nous retrouvons, bien entendu, l'épithélium chitinogène.

Enfin, tout à fait à l'extérieur, une puissante musculature striée dont la direction est variable ; mais elle est formée en grande majorité de faisceaux circulaires.

*Intestin moyen ou Ventricule chylique.* — La connaissance que nous avons de l'organe homologue de la larve nous permettra de nous orienter rapidement et d'abréger notre description.

Nous pouvons caractériser d'un mot le ventricule chylique du Dytique (*imago*) en disant que les glandes en tubes ont pris ici un accroissement considérable. Ce sont elles qui forment

ces villosités qui frappent tout d'abord quand on examine l'organe à l'œil nu. En s'accroissant du côté extérieur, ces glandes ont repoussé devant elles les muscles striés qui leur formaient un manchon externe. Une partie de ces fibres striées ont « suivi » les culs-de-sac qui s'en sont coiffés ; elles forment une enveloppe externe à chacune des villosités.

Une autre partie des muscles a résisté, les glandes en tube ont passé au travers ; ces derniers faisceaux serpentent entre les culs-de-sac glandulaires autour de l'embouchure desquels elles forment des sortes de sphincters. Cette couche circulaire est surtout développée à la partie inférieure de l'organe là où il diminue de calibre en se fusionnant avec l'intestin.

Quant aux-culs-de sacs glandulaires, ils sont composés des mêmes éléments que ceux de la larve : cellules cylindriques à plateau garni de cils chitineux jaunâtres très fins.

À leur embouchure, dans la cavité du ventricule, les glandes en tube portent des franges très élégantes (pl. II, fig. 13 et 14), qui rappellent un peu celles qu'on trouve au pavillon de la trompe de Fallope des Vertébrés.

*Intestin postérieur.* Très souvent vide, sa lumière devient virtuelle sur les coupes. Il est composé d'une couche de cellules épithéliales à *protoplasma strié*, au centre desquelles existe un noyau volumineux. Ces cellules sécrètent une épaisse membrane chitineuse anhyste qui les isole de la lumière de l'intestin. Extérieurement, nous trouvons une couche de fibres musculaires striées *circulaires* (pl. III, fig. 15) et enfin des faisceaux de fibres striées *longitudinales* qui ne forment pas un revêtement complet, mais qui n'existent que suivant certaines génératrices. — On compte d'ordinaire six de ces faisceaux longitudinaux qui se répartissent autour de l'intestin. Dans leur voisinage, existent presque toujours de grosses trachées.

Les *tubes de Malpighi* ont leur disposition habituelle. On y trouve les grosses cellules dont le protoplasma est rempli de grosses granulations et dont la face tournée vers la lumière porte des cils (pl. III, fig. 15, TM).

Un examen attentif à l'immersion permet de voir que ces tubes sont entourés de fibres musculaires striées extrêmement ténues. Sur une coupe transversale, il semble que ces fibres apparaissent et disparaissent tour à tour du champ du microscope, lorsqu'on veut les suivre. Il est très probable, d'après cette apparence, qu'elles ne sont ni circulaires, ni longitudinales, mais disposés *en spirales* autour du tube de Malpighi.

Ainsi s'expliquerait le mécanisme des mouvements de torsion observés sur ces tubes lorsqu'ils sont plongés dans une solution saline qui n'est pas nocive pour eux.

*Cæcum*. Sur une coupe transversale, on voit que cet organe est formé des couches suivantes en allant de l'intérieur à l'extérieur :

Un épithélium chitinogène composé de cellules cubiques. Elles ont sécrété sur leur face interne un revêtement de chitine très épais, formé de couches stratifiées qui limite à l'intérieur toute la cavité de l'organe.

On trouve ensuite une couche de fibres musculaires striées circulaires, ou plutôt obliques et disposées probablement en spirale autour de l'organe, puis çà et là quelques faisceaux isolés de fibres musculaires longitudinales (1). Ces fibres sont également striées (pl. III, fig. 16).

### III. — Physiologie de l'appareil digestif des Dytiscides.

(Imagines.)

Afin de prendre une connaissance exacte des phénomènes digestifs du Dytique à l'état d'*Imago*, nous lui donnerons à manger des proies de nature variée, et nous le sacrifierons à des intervalles de temps de plus en plus éloignés du début du repas. Nous pourrions, par ce moyen, saisir les différentes « étapes » de la digestion.

*Expérience I.* Un Dytique à jeun depuis longtemps reçoit

(1) On en compte ordinairement six comme pour l'intestin.

deux larves de *Gastrophilus equi*. Il en mange une immédiatement, et la seconde aux trois-quarts, peu de temps après. Il a donc fait un repas extrêmement copieux. Mais un premier fait doit attirer tout d'abord notre attention, c'est la manière dont le Coléoptère carnassier saisit, maintient et dévore sa proie.

La proie est saisie par les pattes antérieures et les pattes moyennes qui l'amènent à portée des puissantes mandibules. Celles-ci entament sans difficulté l'enveloppe chitineuse, cependant si résistante et, par la brèche ainsi faite, les tissus mous et succulents de l'intérieur du corps sont peu à peu dévorés.

Les deux paires antérieures de pattes manipulent la proie devant la bouche avec une dextérité parfaite. Lorsque l'enveloppe épaisse de la larve complètement nettoyée des parties molles est abandonnée sur le fond du vase, on constate qu'elle a été retournée comme un doigt de gant, ce qui, étant donné son peu de souplesse et sa forme de cylindre étroit, nécessite des manœuvres très compliquées.

Quant aux pattes postérieures, aux rames, elles sont, pendant toute la durée du repas, presque constamment en repos, et relevées de chaque côté du corps.

La partie postérieure de celui-ci proémine à la surface de l'eau, afin de permettre un facile accès de l'air aux stigmates.

Après ce repas copieux, l'insecte qui appartient au sexe mâle se fixe à la paroi du vase de verre au moyen de ses ventouses et se maintient immobile, faisant constamment proéminer sa partie postérieure au-dessus de la surface.

Dans d'autres cas, et surtout quand l'insecte est une femelle dont les pattes antérieures sont dépourvues de ventouses, il reste immobile à la surface de l'eau, la tête plongeant à l'intérieur du liquide, et la partie postérieure soulevée au-dessus de la surface, en vertu de sa légèreté relative.

Au bout de 12 heures, on sacrifie l'animal, et on le dissèque dans une solution isotonique de chlorure de sodium.

On constate que le jabot est effroyablement distendu par les

fragments ingérés de la larve d'Oestre qu'on reconnaît parfaitement à travers la paroi transparente de l'organe ; ils déforment et bossuent l'enveloppe qui les renferme.

On fend l'intestin moyen qu'on trouve rempli d'une bouillie blanche, très riche en globules gras.

Nous avons vu que l'épithélium qui garnit les culs-de-sac glandulaires de cet organe présentent de très fins cils chitineux, une sorte de bordure en brosse. Cette disposition anatomique paraît assez constante dans le ventricule chylique des insectes et surtout de leurs larves. Les cils peuvent même dans certains cas atteindre une longueur considérable, égale ou supérieure à la hauteur totale de la cellule (Hyménoptères).

On a beaucoup discuté sur le rôle physiologique qui devait être attribué à ces dépendances de la cellule épithéliale. Pour les uns, MINGAZZINI (1889), ce seraient de véritables cils vibratiles doués de mouvements lents et qui assureraient la progression de l'aliment.

Pour d'autres, HOLTZ, ce seraient des sortes de pseudopodes cellulaires qui s'allongeraient momentanément pour puiser les substances digérées dans la lumière du canal alimentaire, puis qui se rétracteraient à l'intérieur de la cellule ; ce seraient donc surtout des organes d'absorption.

Enfin, d'autres hypothèses ont encore été émises : le revêtement de cils protégerait les cellules contre les lésions cellulaires que pourraient occasionner les particules solides contenues dans l'intérieur du tube digestif ; ils constitueraient une sorte de zone spongieuse, qui, par capillarité, répartirait uniformément sur la surface de l'intestin les liquides contenus à son intérieur.

J'ai cherché à me faire une opinion personnelle sur le rôle physiologique des cils des cellules de l'intestin moyen du Dytique et de sa larve. J'ai examiné des dilacérations de cet organe à l'état frais et dans les conditions où on devait avoir toute chance de voir se manifester des phénomènes physiologiques du mouvement, d'expansion ou de rétraction. J'ai bien constaté, et

d'une *manière constante*, des mouvements vermiculaires énergiques de l'intestin ou des tubes de Malpighi ; dans les mêmes conditions, de milieu et de température ; dans la même préparation, il ne m'a jamais été donné de voir le moindre mouvement de la bordure en brosse des cellules, je n'ai jamais pu non plus déceler la moindre variation de longueur des cils.

Il semble donc bien qu'on doive tout au moins leur refuser toute action dans la progression des aliments.

Quant aux mouvements vermiculaires souvent très énergiques de l'intestin et des tubes de Malpighi, ils s'expliquent par la présence des fibres musculaires striées qui forment, comme nous l'avons vu, un revêtement à ces organes.

On examine l'intestin postérieur et ses annexes (cœcum et rectum), tous ces organes sont vides, le cœcum est presque entièrement rétracté.

*Expérience 2.* Un Dytique reçoit un repas copieux, mais il est sacrifié seulement au bout de quarante-huit heures. Le jabot est encore rempli, distendu, par les fragments chitineux de l'insecte qui composait le repas (chenille de *Bombyx neustria*).

Les parois du jabot se contractent énergiquement, brassant le liquide noirâtre qui baigne les fragments chitineux encore garnis de leurs parties molles.

L'insecte a été anesthésié, puis disséqué dans le chlorure de sodium tiède à six pour mille ; les mouvements de tube digestif sont particulièrement énergiques dans ces conditions.

On aperçoit très nettement à certains moments, que le liquide qui remplit le jabot est *refoulé dans l'intestin moyen* à travers le gésier ; le jabot se vide presque complètement du liquide qu'il contient, il ne reste à son intérieur que les parties solides. L'instant d'après un jet de liquide noir, probablement liquide « neuf » provenant de la sécrétion des culs-de-sac glandulaire *envahit de nouveau le jabot*. Il va continuer la digestion en cours.

En résumé, chez l'insecte parfait comme chez la larve, la digestion de la proie se fait par le mécanisme déjà décrit, celui

des *appareils à épuisement*. Chez la larve le récipient à l'intérieur duquel se fait l'épuisement est constitué par les téguments, l'exosquelette de la victime : chez l'insecte parfait, au contraire, la proie est réduite en fragments et le liquide digestif procède à l'épuisement à l'intérieur du jabot. C'est là la seule différence essentielle qui existe entre les phénomènes digestifs de la larve et ceux de l'*imago*. Dans un cas comme dans l'autre, le liquide chargé des produits de la digestion passe dans l'intestin moyen. Là, les transformations chimiques déjà en bonne voie s'achèvent, et là aussi, se produit sans doute l'absorption.

Dans l'expérience actuelle, l'intestin postérieur et ses annexes étaient complètement vides.

On voit en somme, qu'au bout de 48 heures, la digestion du Dytique n'est pas encore très avancée et qu'une grande partie des aliments ingérés est encore contenue dans le jabot.

*Expérience 3.* Une chenille de *Bombyx neustria* est mangée par un Dytique mâle. Celui-ci est abandonné à lui-même pendant sept jours dans un vase dont l'eau est renouvelée toutes les vingt-quatre heures. Il est alors anesthésié et disséqué dans le liquide de Ringer.

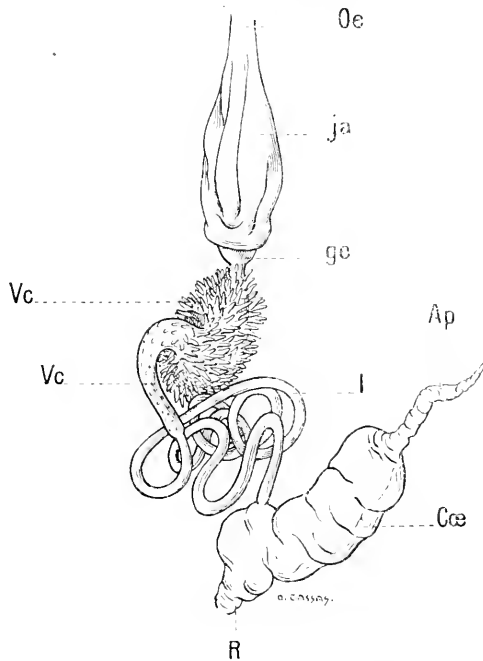


Fig. 12. — Appareil digestif de *Dytiscus marginalis* 7 jours après un repas copieux. (Les premières portions : jabot, estomac sont vides, le caecum a pris la forme d'une grosse ampoule cylindrique). Lettres habituelles.

On constate ici le phénomène inverse de celui que nous avons observé précédemment. Les premières portions du tube digestif (jabot, intestin moyen) sont complètement vides. Au contraire, le rectum et surtout le cœcum sont remplis de liquide. Ce dernier organe a pris la forme d'une grosse ampoule cylindrique

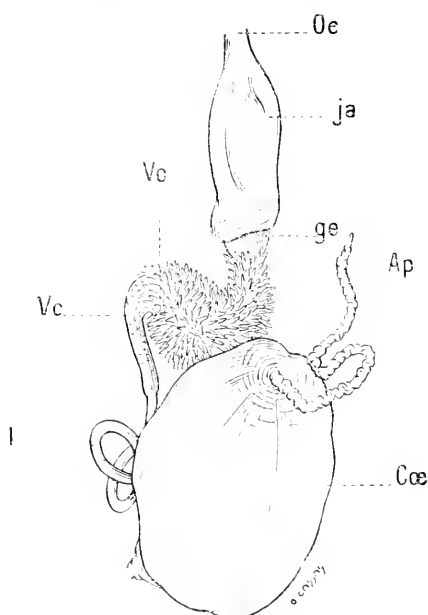


Fig. 13. — Appareil digestif de *Dytiscus marginalis* 8 jours après un repas copieux. (Les premières portions : jabot, estomac, intestin sont vides. Le cœcum est extrêmement distendu par un liquide clair. Il a pris la forme d'un ballonnet, la partie distale est restée vide et simule un appendice).

(fig. 12). L'« appendice » est resté vide et rétracté, il ne paraît pas contenir de liquide.

La chenille dévorée contenait des feuilles réduites en fragments dans son tube digestif. Elles avaient été dévorées par le Dytique ; et, chose curieuse, on retrouve une certaine quantité de ces débris végétaux dans le cœcum où ils nagent au milieu du liquide qui remplit l'organe.

Le fait est d'autant plus surprenant que les particules solides, comme nous le verrons dans un instant, ne sembleraient pas devoir franchir le « gésier ».

*Expérience 4.* Même expérience que la précédente. Le Dytique est sacrifié huit jours après son repas. Ici encore, les premières portions du tube digestif sont vides. Le jabot en particulier est rétracté, revenu sur lui-même. Le cœcum, au contraire, est distendu par un liquide clair, à tel point, qu'il a pris la forme d'un petit ballonnet sphérique (fig. 13). Comme dans l'expérience précédente, l'« appendice » est resté vide, rétracté sur lui-même.



Le cœcum dilaté est animé de mouvements rythmiques énergiques auxquels prend part l'appendice.

Ici le cœcum ne contient aucune particule solide. Ce fait doit retenir notre attention. Il y a lieu de se demander ce que sont devenus les débris de chitine qui provenaient de la dépouille de la chenille ingérée. Il semble bien certain qu'ils ont dû résister à l'action des sucs digestifs. S'ils ont passé dans l'intestin moyen, pourquoi ne les retrouve-t-on pas dans le rectum ou dans le cœcum ?

J'ai institué quelques expériences, afin de résoudre cette question. — C'est en somme, le rôle physiologique du « gésier » qui se pose ; nous en avons dit déjà un mot en traitant de sa constitution anatomique, mais il nous faut y revenir ici et la traiter plus complètement.

Les opinions des auteurs sont très différentes touchant la fonction de cet organe.

Les anciens naturalistes comme LÉON DUFOUR (1834), n'hésitent pas à conclure de la disposition anatomique de l'organe à sa fonction d'appareil de trituration. L'auteur revient sur cette opinion à propos de chaque Orthoptère dont il décrit le canal digestif. Il l'a résumée dans les phrases suivantes (p. 301).

« Le gésier est un organe d'une structure intérieure admirable. Sa composition, comme ses fonctions, en font une sorte d'appareil dentaire gastrique, une machine à triturer, à broyer, un véritable moulin. Les centaines de dents qui garnissent ses parois internes, sont implantées sur une base musculaire, et peuvent exécuter des mouvements très variés, quoique peu étendus. La pâte nutritive, déjà comminuée, pétrie dans la bouche et le jabot, vient recevoir dans le gésier un nouveau degré d'élaboration qui la convertit en une pulpe impalpable. Cette opération, presque toute mécanique et chimique, est puissamment favorisée par l'application immédiate, autour du gésier, des poches ou bourses ventriculaires, qui y concentrent la chaleur vitale... »

MILNE-EDWARDS (1859, t. v, p. 593 et suiv.), ne paraît pas avoir une opinion bien nette sur le rôle du gésier ; il lui donne la qualification « d'estomac triturant », mais paraît lui accorder dans beaucoup de cas la valeur d'un appareil de filtration, ou d'un « appareil valvulaire disposé de façon à empêcher le « passage trop facile des aliments de l'une de ces portions du « tube digestif dans l'autre. »

GRABER (1869) reprend la question et essaie, pour la première fois, de la résoudre par l'expérimentation. Il constate que les particules alimentaires végétales possèdent des dimensions plus faibles *après leur passage* dans le gésier. C'est pour lui la preuve que cet organe joue bien un rôle de trituration des aliments.

PLATEAU (1874) reprend l'étude du gésier, qu'il considère successivement chez les insectes carnivores, comme le Dytique, ou chez les herbivores (Acridiens). Il arrive à des conclusions diamétralement opposées à celles de Graber. Le gésier, pour lui, n'est nulle part un organe de trituration, c'est un *appareil de filtration*.

*Expérience 5.* Afin de me rendre compte du rôle du gésier chez le Dytique, j'ai procédé de la manière suivante.

Une larve de *Gastropholus equi* est vidée de son contenu. On injecte à la place des viscères une solution de gélatine tenant en suspension une poudre métallique d'aspect argenté et composée de particules de dimensions extrêmement faibles (1). On place la larve d'Oestre dans de l'eau froide, et on attend que la gélatine ait fait prise. On donne la larve ainsi préparée à un Dytique à jeun depuis quelques jours. Il la dévore aussitôt.

On laisse l'insecte digérer son repas copieux et on le sacrifie seulement au bout de trois jours. On constate que le jabot contient des fragments chitineux, provenant de la cuticule de la larve d'Oestre ; on y trouve aussi de nombreux grains de poudre métallique. On constate au microscope que ces particules sont *libres*, la gélatine qui les emprisonnait ayant été dissoute par les sucs digestifs.

(1) On trouve ces poudres métalliques colorées de manière très diverses chez les batteurs d'or.

On ouvre alors les portions du tube digestif situées en aval (Intestin moyen et postérieur) et on examine très attentivement au microscope le liquide contenu dans ces organes. Il est impossible d'y découvrir la moindre particule métallique, non plus, bien entendu, qu'aucun fragment chitineux.

Répétée plusieurs fois et dans des conditions variées, cette expérience m'a toujours donné les mêmes résultats. Les poudres insolubles, de quelque nature qu'elles soient, introduites dans le jabot avec la nourriture ne semblent jamais pouvoir franchir le gésier. Celui-ci, comme le veut Plateau, semble donc bien être uniquement (tout au moins, chez les Dytiscides) un appareil de filtration.

Il y a cependant à faire une restriction. Nous avons vu, en effet (Exp. 3) que des débris végétaux avaient franchi cet organe et se retrouvaient dans le cœcum. D'autre part, PLATEAU (1874) a remarqué que des fragments de muscle cru pouvaient, chez le *Carabus auratus*, passer à travers le gésier et se retrouver dans l'intestin moyen. J'ai fait moi-même la même remarque chez le Dytique. Il semble donc que le gésier qui est essentiellement un appareil filtrant puisse *exercer une sélection* sur les aliments et ne laisser pénétrer dans l'intestin moyen que ceux qui peuvent subir une action utile de la part des sucs digestifs.

Ainsi s'expliquerait la présence dans l'organe de ces nombreux muscles qui ne seraient pas destinés à une mastication des aliments, comme on l'avait cru autrefois, mais bien à produire une disposition relative des pièces compliquées de cet appareil destinée à arrêter ou laisser passer tour à tour les particules alimentaires ou inertes contenues dans le jabot.

En somme, le gésier n'est pas seulement *un filtre*, c'est encore *un appareil valvulaire*. Et ce dernier est si parfait, qu'il peut à volonté constituer une fermeture absolument étanche.

Si, en effet, nous introduisons une fine canule par la bouche du Dytique jusque dans son œsophage, nous pouvons injecter

un liquide coloré qui remplira le jabot, qui le distendra, au maximum, mais dont *pas une goutte ne pourra franchir le gésier* et gagner l'intestin moyen.

#### SORT DES PARTICULES SOLIDES RÉFRACIAIRES A LA DIGESTION CONTENUES DANS LE JABOT.

Que deviennent les particules solides inattaquables par le suc digestif et que le gésier empêchera toujours de gagner l'intestin moyen? C'est là une question qui paraît n'avoir été ni résolue, ni même posée par aucun des auteurs qui ont étudié la physiologie de la digestion chez les insectes.

Les quelques expériences qui suivent vont nous éclairer à cet égard.

Elles consistent essentiellement à offrir à un *Dytique* une proie constituée par un insecte, dont la cuticule présente des caractères assez tranchés pour qu'on puisse reconnaître au microscope les particules de cette enveloppe chitineuse avec une entière certitude. On conçoit qu'on pourra alors suivre le sort de ces fragments.

*Expérience 6.* 23 mai, 9 heures matin. On donne à un *Dyticus marginalis* ♂ deux larves de *Gastrophilus equi* qui sont aussitôt dévorées. L'insecte ingère la plus grande partie des téguments de la proie.

Or les larves de *Gastrophilus* présentent sur leurs téguments très épais des épines chitineuses dirigées vers l'arrière ; chez les *Gastrophilus equi*, elles affectent une disposition très spéciale, une grande épine alternant, dans une même rangée transversale, avec une petite qui n'est pas située au même niveau qu'elle (fig. 61).

Pendant les journées des 24, 25 et 26 mai, le *Dytique* fixé comme d'habitude par ses ventouses aux parois du vase reste immobile, comme absorbé par les phénomènes de digestion intense qui se passent dans son tube digestif.

Chaque jour, il expulse une petite quantité de liquide blan-

châtre contenant des fragments de chitine extrêmement ténus non reconnaissables au microscope.

Le 27, au matin, le Dytique baigne dans une eau trouble qui contient de nombreux fragments de chitine. Ceux-ci sont lavés, montés dans la gélatine glycérinée et examinés au microscope. On reconnaît avec une entière certitude des débris de la cuticule de *Gastrophilus equi*. Ce sont notamment les doubles dents d'inégale longueur de la cuticule et aussi des morceaux de la grande plaque stigmatique qui a une structure si caractéristique. Ces fragments chitineux complètement nettoyés de leurs parties molles ont une dimension relativement considérable. Certains mesurent 2 mm. 5 sur 1 mm. 5 et même au delà. Il semble donc tout à fait improbable qu'ils aient traversé le filtre si parfait du gésier, qui, comme nous l'avons vu, arrête les particules les plus ténues.

*Expérience 7.* Le même Dytique reçoit une larve d'Oestre injectée à la gélatine à laquelle on a incorporé une poudre métallique violette formée de particules très ténues.

Cette fois, on sacrifie l'insecte au moment où il commence à expulser les résidus insolubles de son repas. On constate que le jabot renferme des fragments chitineux très nombreux et de dimensions très variables ; ils sont mélangés à la poudre violette qui a été incorporée à la gélatine et le tout est noyé dans le liquide noir verdâtre.

Les portions du tube digestif qui sont en aval du jabot (Intestin moyen, intestin postérieur et annexes) ne contiennent aucune particule de poudre métallique, ni aucun débris chitineux.

Les expériences précédentes répétées plusieurs fois donnent toujours exactement le même résultat. Il semble bien qu'on soit en droit d'en tirer la conclusion que les particules chitineuses renfermées dans le jabot ne franchissent jamais le gésier. Il faudrait admettre, en effet, qu'elles parcourent le reste du tube digestif avec une extrême rapidité, puisqu'une observation répétée ne parvient pas à les saisir au delà de l'intestin antérieur. Ces particules, alors qu'elles sont complètement débarras-

sées des tissus mous par le suc digestif, sont donc rejetées par la bouche dans le milieu extérieur. Il est vrai que, malgré des observations suivies, je n'ai pu assister à cette régurgitation, mais elle a été observée dans des cas analogues.

Une larve de Diptère d'une admirable transparence, qui est commune au printemps, dans les eaux stagnantes, la larve de *Corethra plumicornis* se nourrit comme les Dytiscides d'animaux à squelette chitineux ; elle possède aussi un tube digestif parfaitement visible à travers les téguments et dans lequel l'intestin antérieur est séparé de l'intestin moyen par une couronne de poils chitineux rigides, dirigés en avant. Comme l'appareil filtrant du gésier, ces poils empêchent les particules solides de pénétrer dans l'intestin moyen.

Lorsque « l'épuisement » des aliments par le liquide digestif, dans l'intestin antérieur est terminé, on voit cet organe se retourner brusquement, se dévagner au-dehors en projetant dans le milieu extérieur les débris chitineux inutilisables. Il est probable (je dirai même certain), qu'un fait analogue se passe chez notre Dytique, mais dans ce dernier cas, il est beaucoup plus difficile d'assister à l'acte d'expulsion, en raison de la forme de l'animal, de la situation déjà décrite, qu'il conserve dans le milieu liquide, et surtout de l'opacité des téguments.

Ce rejet des reliefs inutilisables du repas n'existe pas d'ailleurs que chez les insectes. On l'observe également chez les Sélaciens. On sait que chez les Requins, par exemple, le tube digestif est constitué par un large œsophage très dilatable, auquel fait suite un estomac. Ce dernier est séparé de l'intestin par un conduit dont la lumière est extrêmement réduite et dont les parois sont fort épaisses. Il sépare l'estomac de l'intestin et s'oppose à la traversée des matières solides presque aussi efficacement que le « gésier » de nos insectes. Il a reçu le nom de *détroit pylorique*. Or les Squales ingèrent fréquemment des proies contenant de la chitine (carapaces de Crustacés). Ainsi qu'il était à prévoir, et comme l'a constaté expérimentalement YUNG le suc gastrique, même acidifié à 20 pour 1000

par l'acide chlorydrique est sans aucune action sur cette chitine. D'autre part, celle-ci ne franchit que très exceptionnellement le détroit pylorique. Yung émet donc l'hypothèse qu'il considère comme extrêmement probable, que le Requin rejette par l'œsophage et la bouche les débris chitineux nettoyés des parties molles par le suc gastrique si puissamment actif chez ces animaux. Il a constaté, dans les bacs où vivaient ces poissons, au laboratoire maritime de Roscoff, la présence de pelottes constituées par la chitine des Crabes dont les Squales s'étaient nourris ; il pense que ces pelotons provenaient de la régurgitation de ces poissons cartilagineux. Yung n'a pas assisté au rejet de ces débris. Plus heureux que lui, et sans étudier spécialement ces poissons, il m'a été donné deux fois de constater *de visu* ce rejet de débris alimentaires insolubles par les poissons, une fois chez un Squalé et une autrefois chez l'Anguille d'eau douce. Il n'y a donc pas à conserver le moindre doute sur l'existence de ce phénomène.

On voit d'ailleurs qu'un rapprochement assez étroit bien qu'inattendu s'impose entre le mode de digestion des Dytiscides et ceux des Squales. Tous deux sont des animaux carnassiers qui vivent surtout aux dépens de proies à enveloppes chitineuses (Insectes ou Crustacés) ; tous deux déchirent leur proie en fragments relativement grossiers par rapport à leur taille. Chez tous deux, les aliments sont soumis à l'action d'un suc très actif et qui dissout, puis peptonise les parties molles. Dans les deux cas, les débris insolubles ne peuvent poursuivre leur chemin vers les segments postérieurs du tube digestif (gésier, détroit pylorique) ; enfin dans les deux cas, les reliefs inutilisables sont rejetés au dehors par la bouche.

#### FONCTIONS DE L'INTESTIN MOYEN ET DE L'INTESTIN POSTÉRIEUR.

Les expériences précédentes nous ont surtout éclairé sur le rôle des voies digestives antérieures.

L'intestin moyen (ventricule chylifique) avec ses nombreux cœcums glandulaires est certainement l'organe de sécrétion du liquide digestif qui est injecté dans le jabot.

Ce même organe est aussi très probablement le siège d'une absorption très active ; au moment de la digestion, on trouve, en effet, la lumière de l'organe, et celles des nombreuses villosités qui le recouvrent remplies d'une bouillie blanche, riche en globules graisseux. Des tissus fixés au Liquide de Flemming m'ont prouvé que les cellules épithéliales de la région se chargeaient de gouttelettes graisseuses colorées en noir par l'acide osmique du fixateur. Il n'y a donc pas de doute que l'absorption de la graisse se produit au niveau de l'intestin moyen.

J'ai cherché aussi à prouver que l'absorption des produits de digestion des matières albuminoïdes se produisait dans cette région et, notamment, par les longues villosités tournées vers le sang de l'animal. On sait depuis les recherches de Plateau (et nous verrons bientôt que j'arrive aux mêmes conclusions), que le suc digestif des Dytiscides, comme celui des autres insectes, possède un ferment digestif identique ou très voisin de la trypsine des animaux supérieurs. Les albuminoïdes sont transformés en une série de produits parmi lesquels les acides aminés, la tyrosine, notamment. J'ai cherché à mettre en évidence un produit qui est constant et caractéristique de cette digestion tryptique, c'est le *tryptophane*.

On sait que, sous l'influence de l'eau bromée, ce tryptophane donne un produit de couleur brun-violet. En plongeant des tubes digestifs de Dytiques en pleine digestion dans de l'eau bromée ou mieux en introduisant cette eau bromée dans la cavité générale d'un Dytique, disséqué quelques heures après un repas copieux, j'espérais voir la teinte violette se manifester autour des villosités de l'intestin moyen, mais sous ce rapport, mon espoir a été déçu.

Cette recherche négative n'implique d'ailleurs nullement que l'absorption n'ait pas lieu à ce niveau, mais ici, comme il



arrive souvent à propos des insectes, la technique se heurte à des difficultés momentanément insurmontables, par suite de l'exiguïté de la taille des animaux sur lesquels on opère.

Quant aux fonctions de l'*Intestin postérieur* proprement dit, elles me paraissent ici, comme chez tous les insectes, bien énigmatiques. Les auteurs qui se sont occupés de la question l'ont toujours traitée bien superficiellement. Chez le Dytique en pleine digestion, l'intestin contient dans sa lumière une masse visqueuse, dont il n'est possible de se procurer que des quantités extrêmement faibles.

PLATEAU (1874) pense que l'absorption commencée dans l'intestin moyen, s'achève dans l'intestin terminal. C'est possible et même probable, car il est impossible d'admettre qu'un organe d'une longueur relative aussi considérable, soit sans rôle physiologique.

Nous avons vu que cette partie du tube digestif était chez les Dytiscides totalement dépourvue de glandes, même unicellulaires ; d'autre part, les cellules épithéliales sont recouvertes du côté de la lumière, par une couche de chitine très épaisse. Comment se fait l'absorption à travers cette couche chitineuse ? Sur quelles substances porte-t-elle ? Autant de questions qu'il me paraît impossible de résoudre expérimentalement par les moyens dont nous disposons actuellement.

Quant aux fonctions de l'*ampoule rectale*, du *cæcum*, elles résultent clairement des expériences que j'ai déjà citées et d'autres analogues. On peut les résumer ainsi :

Chez le Dytique à jeun, depuis longtemps, et surtout chez le Dytique qui a mangé depuis peu de temps, le cæcum est vide, rétracté sur lui-même. Au contraire, à mesure que la digestion s'avance, on constate qu'il se remplit d'une quantité de liquide de plus en plus considérable et qu'à la fin de la digestion, il a pris la forme d'un ballonnet absolument rempli d'un liquide limpide. Dans cet état, il est animé de mouvements péristaltiques énergiques dues aux fibres musculaires striées que nous avons vu exister sur sa face externe.

Au point de vue de l'état de vacuité ou de plénitude, on peut donc dire que, d'une manière générale, il y a une opposition complète entre le jabot et l'ampoule rectale. Cette dernière se remplit quand celui-là se vide.

La quantité de liquide qu'on parvient à recueillir en sacrifiant même un assez grand nombre de Dytiques à la fin de la digestion, est si faible, qu'il est malheureusement impossible de procéder à une analyse chimique ayant quelque valeur. On peut seulement constater que ce liquide possède une faible réaction alcaline, et qu'il émet une odeur repoussante. Des matières fécales refluent, en effet, du rectum dans ce diverticule et se mélangent au liquide, ainsi que nous l'avons vu déjà chez la larve.

PLATEAU (1874) pense que le liquide doit être considéré comme l'urine de l'insecte. Il est difficile de se prononcer à cet égard, pour la raison que je viens de donner, mais la réaction alcaline constatée chez un animal essentiellement carnivore ne paraît guère favorable à cette hypothèse.

Pour certains auteurs, LÉON DUFOUR (1824), BORDAS (1906), l'ampoule rectale aurait une fonction hydrostatique ; ce serait une véritable vessie natatoire capable de se gonfler d'air plus ou moins, et d'entraîner le Dytique à la surface de l'eau.

Il est absolument impossible d'admettre cette manière de voir pour les raisons suivantes :

1<sup>o</sup> Presque jamais l'ampoule rectale ne renferme de gaz, ce qu'il est très facile de vérifier quand on pratique la dissection de l'animal sous l'eau. Il m'est arrivé au cours de mes très nombreux examens de constater dans quelques cas tout à fait exceptionnels la présence d'une ou deux très petites bulles de gaz chez des animaux à jeun depuis longtemps ; chez l'animal alourdi par un repas copieux et qui, par conséquent, aurait surtout besoin d'un « flotteur », on ne trouve jamais trace de gaz.

A elle seule, cette première raison serait suffisante, mais il y en a une autre.

2<sup>o</sup> Certains insectes qui vivent constamment sur le fond, qui, par conséquent, ne flottent jamais comme les Hémiptères des genres *Ranatra* et *Nepa* possèdent une ampoule rectale très développée. Il est évident que, dans ce cas, il ne peut venir à l'esprit que cet appareil ait un rôle hydrostatique.

Quel est donc la fonction de cet organe? La même évidemment que celui de la larve. Le liquide contenu dans l'ampoule est projeté violemment au-dehors par la contraction des fibres musculaires qui l'entourent. Le courant de liquide en traversant le rectum balaye les matières fécales qu'il contient et les entraîne loin de l'orifice voisin qui donne accès dans l'espace qui règne sous les élytres et dans lequel s'ouvrent les stigmates de l'animal.

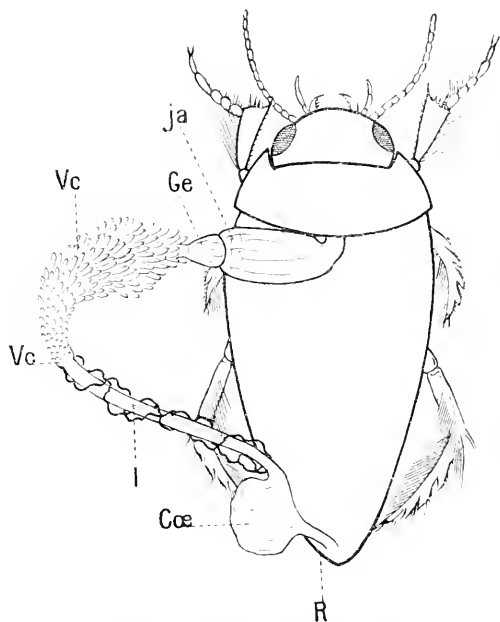


Fig. 14. — *Illybius*. Tube digestif destiné à montrer la forme de l'ampoule rectale (Lettres habituelles).

Comme sa larve, le Dytique s'infecte facilement par ses stigmates, et, dans les jours qui suivent, un repas copieux et riche en graisse si on le conserve dans un récipient de faible capacité dont on ne renouvelle pas l'eau fréquemment. Ici encore, ces accidents septiques sont supprimés dès qu'on ajoute à l'eau un antiseptique, et en particulier, de l'eau oxygénée.

Accessoirement, le cœcum est utilisé par le Dytique comme appareil de défense. Il n'est pas rare, en effet, lorsqu'on saisit un de ces animaux, de voir un petit jet de liquide sortir de l'anus,

et on peut s'assurer que ce liquide a une odeur très désagréable.

Chez le *Dyticus marginalis*, le cœcum forme, comme son nom l'indique, un diverticule très nettement distinct du reste de l'intestin postérieur.

Il n'en est pas toujours ainsi, et chez d'autres Dytiscides, chez les *Illybius*, par exemple, l'intestin postérieur présente une dilatation dont le grand axe ne coïncide pas avec celui du rectum, mais s'en rapproche beaucoup, l'appendice fait complètement défaut (fig. 14). C'est encore un diverticule, mais beaucoup moins excentrique que chez les *Dyticus*. En faisant encore un pas dans cette direction, nous trouverons l'ampoule rectale des larves d'Hydrophilides, qui n'est qu'une simple dilatation du rectum comparable au jabot.

Chez les Hémiptères aquatiques, nous pourrions trouver d'autres variantes de l'ampoule rectale. Ainsi chez *Nepa cinerea*, nous avons un véritable cœcum tout à fait excentrique comme chez les Dytiscides ; chez le *Naucoris cimicoïdes*, l'ampoule rectale est double, elle est composée de deux parties qui sont symétriques par rapport au rectum, l'organe total a la forme d'un cœur de carte à jouer.

Une description plus complète des variations de cet organe trouvera sa place dans un autre travail. Qu'il me suffise de dire ici que toutes ces variations de forme sont contingentes ; la structure histologique et le rôle physiologique de l'organe resteront toujours les mêmes, quelle que soit sa forme.

#### Étude des phénomènes chimiques de la digestion des Dytiscides. (Larves et Imagines.)

Mes expériences sur ce sujet sont peu nombreuses et incomplètes. Je m'étais réservé de procéder à ces recherches pendant l'été de 1910. La mauvaise saison m'a absolument empêché de mettre mon projet à exécution ; quelque effort que je fisse, il m'a été tout à fait impossible de me procurer un nombre suffisant de Dytiques et surtout de larves pour recueillir la quantité

de liquide digestif indispensable pour procéder à des recherches complètes.

Voici seulement les résultats que je puis annoncer actuellement :

1<sup>o</sup> Le suc digestif de l'insecte parfait et celui de sa larve paraissent identiques ;

2<sup>o</sup> Ainsi que l'avait constaté PLATEAU (1874), la réaction de ce liquide est sensiblement neutre ;

3<sup>o</sup> Les meilleures méthodes pour recueillir le liquide digestif paraissent être les suivantes :

*a.* Chez la larve, on présente à l'insecte à jeun un petit sac de caoutchouc mince contenant la substance sur laquelle on veut étudier l'action du suc digestif (fibrine, empois d'amidon, etc.). On laisse la larve injecter le liquide noir, puis on éloigne aussitôt le sac. En réunissant le contenu d'un grand nombre de ces petites enveloppes, on peut faire une analyse chimique des phénomènes qui se passent sous l'influence du ferment.

*b.* Chez l'insecte parfait, on offre au Dytique, une proie chitineuse, de faible volume. Dès qu'il l'a dévorée, on le sacrifie et on isole son jabot dont on vide le contenu dans un petit tube de verre. Cette opération répétée, sur un grand nombre d'individus, fournit une quantité de liquide qui permet de procéder à quelques expériences.

#### *Résultats.*

Du suc de larve, recueilli comme il vient d'être dit, est étudiée au point de vue de son action sur la fibrine crue portée au préalable à la température de 58° pour détruire les ferments solubles qu'elle contient.

La fibrine imprégnée de suc de larve est maintenue à la température de 30°. Une autre partie de la même fibrine imprégnée de la même manière est ensuite portée à l'ébullition, elle constitue le témoin (1).

Au bout de quelques jours, la fibrine non bouillie se désagrège

(1) Toute intervention des microorganismes était éliminée par le fluorure de sodium à 1 pour cent.

en petits fragments, puis se liquéfie et disparaît presque entièrement.

En même temps, le liquide du flacon se colore en gris, puis en noir. L'explication de ce phénomène est évidente. Sous l'influence de l'hydrolyse en milieu neutre, il se forme de petites quantités de tyrosine ; celle-ci est oxydée par un ferment soluble oxydant, découvert par G. BERTRAND (1896), chez les champignons et très répandu également chez les insectes, ainsi qu'il résulte des recherches de GESSARD (1904).

La tyrosine est oxydée sous forme d'une substance noire, récemment étudiée par G. BERTRAND.

Le flacon témoin conserve sa fibrine intacte et son liquide incolore.

Cette expérience répétée deux fois a donné les mêmes résultats. Il semble donc bien qu'on soit en droit de conclure que le liquide digestif du *Dyticus marginalis* et de sa larve contient un ferment soluble agissant sur les matières albuminoïdes en milieu neutre pour l'amener à l'état de tyrosine.

La présence d'une *trypsine* est d'ailleurs généralement admise chez tous les insectes.

#### Résumé des phénomènes digestifs des Dytiscides. Comparaison de l'insecte parfait et de la larve.

De l'étude à laquelle nous venons de nous livrer, il résulte que les phénomènes digestifs présentent chez le Dytique et chez sa larve un remarquable parallélisme. Ils ne diffèrent que par un point essentiel, la présence chez la larve seule d'une sécrétion toxique destinée à immobiliser la proie, et absente chez l'insecte parfait.

L'intestin moyen et l'intestin postérieur sont chez les deux types presque identiques comme disposition anatomique, structure histologique et phénomènes physiologiques. Les villosités glandulaires de l'intestin moyen sont seulement plus développées chez l'*imago*. Ici, en effet, les proies ingérées sont plus

volumineuses que chez la larve ; elles exigent sans doute une quantité de liquide digestif plus considérable.

La comparaison des intestins antérieurs des deux types présente plus d'intérêt, car elle met bien en relief deux modes différents d'adaptation de la préhension de la nourriture dans le milieu aquatique.

Chez la larve, le liquide digestif sécrété par l'intestin moyen est injecté dans la proie qui a été ponctionnée par les crochets. Celle-ci, presque toujours isolée du milieu extérieur par une enveloppe de chitine fait l'office de vase d'épuisement : elle se remplit et se vide alternativement de liquide digestif, qui finit par entraîner dans l'intestin moyen toutes les parties digestibles

qui ont été solubilisées ; là s'achève la transformation chimique des aliments et là aussi, sans doute, la plus grande partie de l'absorption.

Chez l'imago, la proie est déchirée par l'appareil masticateur en fragments assez volumineux qui sont introduits dans le jabot. C'est cet organe, absent chez la larve, qui joue ici, le

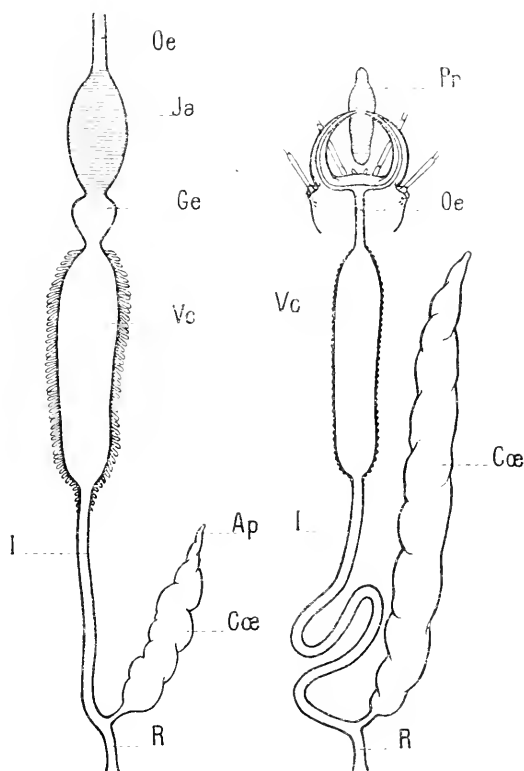


Fig. 15. — Comparaison des tubes digestifs de la larve et de l'imago de *Dytiscus marginalis*. Les parties ayant même rôle physiologique sont traitées de la même manière au point de vue du dessin. Lettres habituelles.

même rôle que l'enveloppe chitineuse de la proie. C'est à son intérieur que va se produire l'épuisement des tissus.

Ici encore, un appareil de filtration, le gésier, jouant le même rôle que le canal capillaire des crochets ne laisse pénétrer dans l'intestin moyen que le liquide chargé des produits solubles de la digestion.

Les deux figures ci-contre permettent de se rendre compte de la *correspondance physiologique* des différentes parties du tube digestif de la *larve* et de l'*imago* du Dytique.

### CHAPITRE III

#### DIGESTION DES HYDROPHILIENS.

(Larves et insectes parfaits.)

On sait qu'à côté des Dytiques, il existe en abondance dans les eaux des coléoptères moins bien adaptés au milieu aquatique ; les Hydrophiliens.

Tous les entomologistes classificateurs s'accordent pour séparer complètement les Hydrophiles des Dytiques et BEDEL (1881, p. 289) a tendance à les rapprocher des *Scarabées*.

Les Hydrophiles à l'état parfait sont des insectes de livrée sombre présentant des palpes maxillaires extrêmement développés, très mobiles de sorte qu'à un examen superficiel, on pourrait les prendre pour des antennes. Ce trait caractéristique leur a fait donner par Latreille le nom de *Palpicornes*.

La forme du corps et les membres sont adaptés à la progression dans l'eau, mais celle-ci se fait avec beaucoup moins de rapidité et d'aisance que chez les Dytiques. Le grand Hydrophile et l'*Hydrocharis* (*Hydrous*) *caraboïdes* que nous aurons surtout en vue dans cette étude marchent dans l'eau plutôt qu'ils ne nagent. Ils se tiennent surtout sur le bord de l'eau au



milieu des herbes et s'envolent fréquemment le soir loin des étangs.

Il nous a semblé intéressant de comparer les phénomènes digestifs des Hydrophiliens à ceux des Dytiques. Nous allons le faire rapidement.

## I. — Digestion des larves des Hydrophiliens.

### 1<sup>o</sup> ANATOMIE DE L'APPAREIL DIGESTIF.

Nous allons décrire l'appareil digestif des deux larves : celle du grand Hydrophile (*Hydrophilus piceus* Lin) et celle de l'*Hydrocharis* (*Hydrous*) *caraboïdes* Lin. C'est surtout cette dernière larve que j'ai pu me procurer en abondance et c'est sur elle qu'ont été faites la plupart des observations.

Ces larves qui sont très carnassières possèdent, très développée, l'armature buccale des insectes broyeur. Les mandibules, en particulier, sont très puissantes, garnies de tubercules à leur partie interne. La lèvre inférieure très mobile a sa partie médiane très développée. Les palpes maxillaires sont aussi très mobiles et très longs. Nous verrons dans un instant l'intérêt de ces dispositions anatomiques (fig. 16).

À la bouche fait suite un *œsophage* assez court, puis vient l'*intestin moyen*, tube cylindrique dans lequel on peut reconnaître deux portions distinctes : l'une antérieure, plus large, l'autre postérieure, plus étroite. Enfin vient l'*intestin postérieur* relativement très court et dont la forme et l'apparence varient considérablement

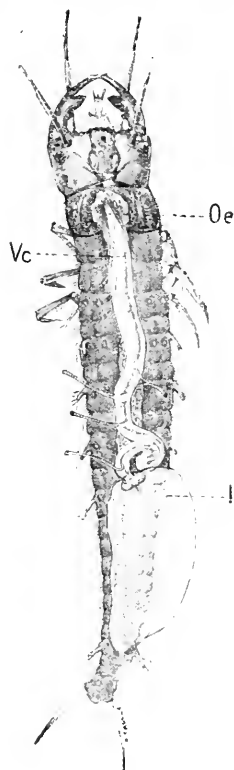


Fig. 16. — Larve d'*Hydrocharis caraboïdes* Lin. Les téguments dorsaux sont fendus ce qui permet d'apercevoir une partie du tube digestif.

Oe : fin de l'œsophage ;  
V. c. : ventricule chylifrique ; I : intestin distendu par un liquide limpide.

suivant le stade de la digestion auquel se trouve la larve (fig. 17).

La caractéristique de ce tube digestif est de ne posséder aucun appendice qui rappelle le cœcum des larves de Dytiscides. Nous verrons qu'au point de vue physiologique, il n'y a pas cependant de différence essentielle entre les deux groupes.



Fig. 17. — Tube digestif d'*Hydrochuris caraboides* (larve).

Oe : œsophage ; V. c. : ventricule chylifique montrant les glandes incluses dans les parois sous forme de granules ; I : intestin vide et rétracté.

## 2<sup>o</sup> HISTOLOGIE

### DE L'APPAREIL DIGESTIF.

La structure histologique des différentes portions présente une extrême ressemblance avec celle des parties correspondantes des larves de Dytiques.

L'œsophage diffère cependant de celui de la larve de Dytique en ce qu'il est limité à sa partie interne par un revêtement de chitine lisse ; aucune glande n'existe à ce niveau ; aussi, comme nous le verrons, la larve ne possède

pas de sécrétion toxique capable d'immobiliser ses proies.

L'intestin moyen ou ventricule chylifique possède une structure analogue à celle de la larve des Dytiscides. On y retrouve en particulier les cœcums glandulaires. Ils sont très peu apparents chez l'animal à jeun ; ils le deviennent beaucoup plus chez l'animal en pleine digestion et surtout chez celui qui est traité par des réactifs fixateurs.

Ces cœcums glandulaires ont leur axe incurvé, leur extrémité est même souvent enroulée de sorte qu'ils présentent sur une coupe la forme d'une crosse (pl. III, fig. 17, gl.). Les cellules qui garnissent l'extrémité du tube glandulaire sont pe-

tites, pressées les unes contre les autres et souvent à l'état de division caryokinétique, c'est le lieu de rénovation, de néoformation de l'épithélium de cette portion du tube digestif.

L'intestin postérieur présente sa structure habituelle. On y trouve notamment l'épais revêtement chitineux qui garnit sa surface interne.

#### PHYSIOLOGIE DE LA DIGESTION.

Je l'ai surtout étudiée avec la larve de l'*Hydrocharis* (*Hydrous*) *caraboides*. Lin. ; je n'ai pu me procurer que quelques larves du grand *Hydrophile* ; mais les phénomènes sont à peu près identiques chez les deux espèces.

Donnons à une larve d'*Hydrocharis* une larve de *Chironomus* ; celle-ci est aussitôt saisie entre les puissantes mandibules. La larve d'*Hydrocharis*, dès qu'elle est en possession de sa proie, se dirige vers une plante aquatique ou contre la paroi du vase qui la renferme, si aucun objet ne flotte à la surface de l'eau. Au moyen de ses pattes antérieures, elle s'accroche à une aspérité quelconque située au-dessus de la surface, puis elle renverse sa tête en arrière sur son dos. On comprend que, dans cette situation, sa tête émerge complètement. C'est en effet, le résultat auquel la larve semble tendre. Si elle est maintenue dans une couche d'eau profonde et dans un vase à parois lisses et verticales, il semble qu'il lui soit à peu près impossible de prendre sa nourriture.

La proie ayant été ainsi élevée au-dessus de la surface, on voit l'appareil masticateur entrer en jeu, la chitine est perforée par les tubercules chitineux qui garnissent les mandibules et le sang rouge de la larve de *Chironomus* se met à couler.

A ce moment, un flot de liquide noir envahit les organes buccaux ; c'est le liquide digestif qui a été injecté à travers l'œsophage par l'intestin moyen. Ce liquide noir adhère par capillarité à la proie ; il est contenu dans une espèce de corbeille formée par les différentes pièces de l'armature buccale si déve-

loppée chez ces larves. La proie est ainsi complètement baignée dans la liqueur digestive. Après quelques instants de contact, le liquide chargé maintenant des produits de la digestion est réabsorbé ; il passe par l'œsophage, puis dans l'intestin moyen dont il gagne immédiatement la partie postérieure, ainsi qu'on peut s'en assurer sur les jeunes larves, ou sur celles qui viennent de changer de peau, toutes deux possédant des téguments d'une transparence parfaite.

Les phénomènes précédemment décrits recommencent alors dans le même ordre. Une nouvelle portion des tissus de la proie est exprimée par le jeu de l'appareil masticateur et sort de l'enveloppe chitineuse ; elle est inondée de liquide digestif, brassée pendant quelques instants avec celui-ci, puis cette bouillie liquide est introduite dans le tube digestif par la bouche.

On voit ainsi, la larve de *Chironomus* se vider peu à peu de son contenu qui passe tout entier dans le tube digestif de la larve de l'*Hydrophilide*. A la fin, la peau de la proie, absolument transparente, mais *complète*, est rejetée. Son examen au microscope montre qu'il y a identité parfaite entre cette dépouille et celle qui résulterait de la digestion d'une larve de *Dytiscide*. Le résultat est le même, mais le mécanisme de l'opération diffère sensiblement.

Les mandibules ne sont pas percées d'un canal, et l'épuisement des tissus, leur digestion *extérieure*, *préliminaire* se fait dans la *corbeille prébuccale*.

Il est remarquable que la proie reste longtemps vivante entre les mandibules de la larve d'*Hydrophilide* ; ici, aucun venin ne vient agir sur elle, comme chez les larves des *Dytiscides*.

La dissection des larves prises aux différents stades de la digestion, ou mieux l'étude par transparence des larves ayant subi une mue récente permet d'établir les faits suivants :

Si le repas de la larve n'a pas été trop copieux, les aliments sont contenus entièrement dans la dernière portion de l'intestin

moyen ; là s'achève la digestion chimique et là aussi se produit sans doute une absorption intense. J'ai pu le vérifier pour les substances grasses qui envahissent les cellules épithéliales de la région sous forme de sphérules colorables par l'acide osmique.

La partie antérieure de l'intestin moyen ne reste pas vide pendant longtemps ; on la voit se remplir rapidement de liquide noir sécrété par les glandes de la région. C'est un liquide d'attente qui sera injecté dans la « corbeille buccale » dès qu'une nouvelle proie sera saisie.

L'intestin postérieur présente, nous l'avons vu, une dilatation à sa partie postérieure. Celle-ci s'efface chez la larve à jeun ou chez celle qui a mangé depuis peu de temps ; elle se remplit, au contraire, peu à peu d'un liquide transparent, à mesure que la digestion se poursuit, et quand celle-ci est achevée, l'ampoule rectale a pris la forme d'un ballonnet dont les parois distendues sont devenues absolument transparentes.

Le rôle de cette ampoule rectale paraît bien être le même que celui des larves de Dytiscides. Si on saisit une larve du grand Hydrophile deux jours après un repas copieux, on voit souvent un jet puissant sortir par l'anus ; en même temps, les résidus de la digestion contenus dans l'ampoule rectale sont entraînés au loin. Ici encore, nous observons un mécanisme qui préserve de toute contamination l'entrée des stigmates très voisine de l'anus.

Accessoirement, l'ampoule rectale joue le rôle d'organe de défense et permet à la larve d'éloigner ses ennemis.

*En résumé*, nous voyons que la digestion de la larve des Hydrophilides ressemble beaucoup à celle de la larve des Dytiscides, bien que l'anatomie de l'appareil digestif diffère notablement d'un groupe à l'autre.

La seule différence essentielle consiste en ceci : Chez les Dytiscides, la proie ponctionnée est épuisée par l'intérieur en restant submergée. Chez les Hydrophilides, la proie est mangée *hors de l'eau* ; ses tissus sont exprimés hors de l'enveloppe chitineuse par le jeu des mandibules et des mâchoires et un début de digestion se produit dans une sorte de corbeille, formée par

les appendices buccaux et l'appareil masticateur très développés. Le liquide digestif est maintenu *par capillarité* dans ce vase largement ouvert.

On voit en somme, que l'*adaptation* au milieu aquatique est supérieure chez la larve des Dytiscides qui mangent *dans l'eau*, et cependant à l'*abri de celle-ci*. Les larves d'Hydrophilides au contraire doivent par une manœuvre incommode sortir la proie de l'eau et la maintenir dans cette situation pendant toute la durée de la préhension de l'aliment.

## II. — Digestion des Hydrophilides (Imagines.)

Contrairement à sa larve, le grand Hydrophile peut être capturé en nombre suffisant ; c'est sur lui surtout qu'ont porté mes observations. J'ai aussi utilisé accessoirement son diminutif l'*Hydrocharis (Hydrous) caraboïdes*.

### ANATOMIE DE L'APPAREIL DIGESTIF.

Je serai très bref sur ce sujet très étudié, notamment par BURMEISTER (1832), pl. IX, fig. 1, 2 et 3), VANGEL (1886, p. 190), PLATEAU (1874, p. 49).

La bouche possède l'armature typique des insectes broyeurs (fig. 18). Elle est continuée par un *œsophage* court qui présente à son intérieur des plis longitudinaux, ce qui lui permet de se laisser dilater par les aliments (fig. 19).

Nous ne trouvons ni *jabot*, ni *gésier* ; tout au plus trouve-t-on à la limite de l'œsophage et de l'intestin moyen une sorte de faible repli, très peu marqué, et qui ne semble jouer aucun rôle de démarcation physiologique entre les deux organes (fig. 20). D'ailleurs, comme nous allons le voir, les aliments végétaux réduits en fragments grossiers passent sans difficulté de l'œsophage dans l'intestin moyen.

Je ne puis donc m'expliquer comment BORDAS (1904) peut décrire le *gésier* comme « représenté par une masse cylindrique « ou légèrement ovoïde, dont la cavité interne est limitée

« par une lamelle chitineuse, d'épaisseur variable, présentant  
 « quatre bandelettes plissées, dans l'intervalle desquelles se  
 « trouvent d'autres bandelettes longitudinales... L'extrémité  
 « postérieure de cette armature du gésier... proémine légère-

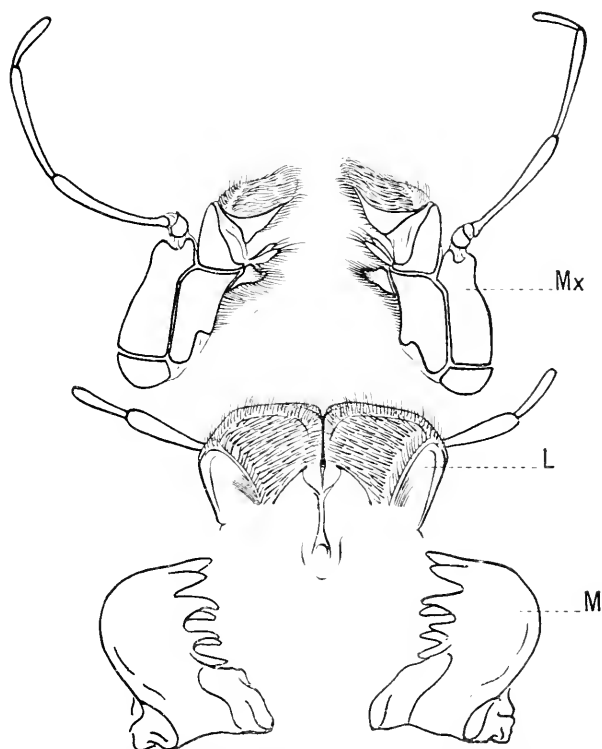


Fig. 18. — *Hydrophilus piceus* (imago). Pièces de l'armature buccale isolées.  
 Mx : maxillaires ; L : lèvre intérieure ; M : mâchoires.

« ment dans l'intestin moyen, et s'y termine par quatre dents  
 « triangulaires, etc... »

J'ai cherché en vain cet organe par de nombreuses dissections. D'ailleurs, tous les autres auteurs qui se sont occupés de la question nient son existence.

PLATEAU (1874, p. 50) décrivant le tube digestif de l'*Hydrophile* s'exprime ainsi au sujet de l'intestin antérieur : « Cet  
 « œsophage est large et très dilatable ; il se rétrécit graduelle-

« ment en approchant de l'intestin moyen auquel il passe par  
« une transition insensible. Il n'y a ni jabot, ni gésier. »

Les parties suivantes du tube digestif sont constituées par

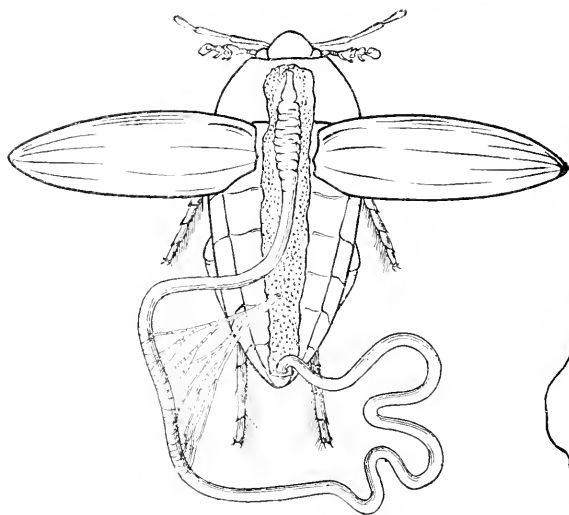


Fig. 19. — *Hydrophilus piceus* (imago). Le tube digestif a été déroulé. Il est légèrement schématisé.

un très long tube pelotonné sur lui-même et qui remplit la cavité de l'abdomen. Un examen attentif permet de distinguer deux sections bien différentes dans ce tube qui possède sur toute sa longueur à peu près le même calibre. La première portion couverte de granulations qui deviennent très apparentes par l'emploi de réactifs fixateurs est l'intestin moyen ou ventricule chylifique.

La deuxième portion est l'intestin postérieur dont la dernière partie élargie constitue le rectum.

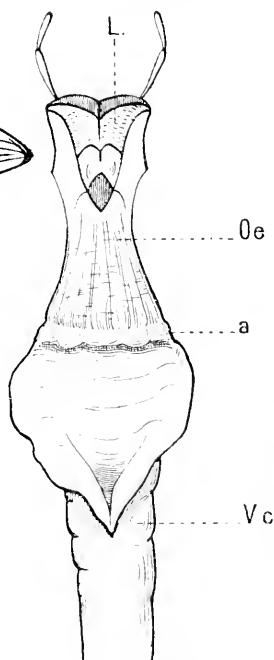


Fig. 20. — *Hydrophilus piceus* L. (imago). Région antérieure du tube digestif. L'œsophage et le commencement de l'intestin moyen ont été fendus longitudinalement et étalés. L : lèvre inférieure ; Oe : œsophage ; V. c. : intestin moyen (première partie) ; a : repli séparant l'œsophage de l'intestin moyen.

#### HISTOLOGIE DE L'APPAREIL DIGESTIF.

Elle a été très soigneusement faite par plusieurs auteurs, notamment par VANGEL (1886), BIZZAZERO (1893), RENGEL (1898).



Nous ne dirons rien des segments antérieur et postérieur du tube digestif qui présentent la structure habituelle, et, en particulier, le revêtement chitineux interne. L'intestin moyen doit au contraire nous arrêter, car il présente un phénomène très particulier, bien étudié histologiquement par les auteurs précédents, par RENGEL en particulier, qui en a donné des figures très démonstratives.

Cet intestin moyen a la structure générale que nous lui avons vue chez les types précédemment étudiés. Les couches musculaires sont doublées à leur intérieur par un épithélium cylindrique qui limite la cavité du tube digestif. Ça et là, viennent déboucher des diverticules, ceux précisément qui apparaissent à la surface de l'organe sous forme de granulations.

Tel est l'aspect chez l'animal à jeun, ou au début de la digestion. On voit qu'il rappelle très exactement ce que nous avons vu chez les types précédemment étudiés et en particulier chez la larve de l'Hydrophile.

Mais à mesure que la digestion se poursuit, nous voyons se produire un phénomène très singulier. Il se fait une sorte de délamination de la base de l'épithélium intestinal ; le manchon de cellules qui entoure les matières nutritives devient ainsi libre dans la lumière de l'intestin. On a donc à l'intérieur de cet appareil un cylindre formé au centre par les matières nutritives, et à la périphérie par l'épithélium intestinal qui s'est séparé des couches sous-jacentes.

A un stade ultérieur de la digestion, on assiste à une rénovation de l'épithélium éliminé. Les nouvelles cellules prennent naissance au fond des diverticules ; par glissement, elles gagnent toute la surface de l'intestin, sur laquelle elles s'ordonnent en une couche palissadique unique.

A ce moment, l'intestin moyen a repris son apparence normale, sa disposition anatomique du début, il est prêt de nouveau à fonctionner et à traverser les stades que nous venons d'énumérer.

J'ai vérifié par des coupes transversales de l'intestin que les

choses se passent bien comme les auteurs précédemment cités les ont décrites.

*Signification physiologique du phénomène.* Mais, quelle est la signification de ce phénomène singulier, de cette mue périodique de l'intestin moyen, de cet *enrobement* des matières alimentaires ?

Les auteurs, cités, pour la plupart, ne posent même pas la question ; en tous cas, ils la laissent sans réponse précise. Cherchons-la. Et d'abord, ce phénomène singulier n'est pas propre à l'Hydrophile seul ; on l'a constaté également chez l'*Hydrous*, l'*Hydrobius*, en somme chez tous les Hydrophilides à l'état d'*imago* qui ont été examinés. Il existe également chez quelques Lamellicornes, chez un Thysanoure (*Macrotoma plumbea*), chez les larves d'Anthrène et de Dermeste. Il existe probablement dans beaucoup d'autres cas, et peut-être même ne devrait-on le considérer que comme l'exagération du processus normal de desquamation épithéliale de l'intestin qui existe chez tous les animaux à la fin de la digestion.

Il faut ensuite nous rappeler les traits principaux de la digestion de l'Hydrophile et ses habitudes.

Contrairement à sa larve, l'insecte parfait est essentiellement végétarien, aussi il est curieux de constater, et DUMÉRIL (1823) l'a fait depuis longtemps, que, pendant la métamorphose, le tube digestif de l'*imago* se reconstruit sur un plan tout à fait nouveau ; il subit en particulier un allongement considérable ; aussi, tandis que le tube digestif de la larve ne fait presque aucune circonvolution et ne dépasse guère la longueur de l'animal, celui de l'insecte adulte égale plus de cinq fois la longueur de son corps. Il y a là un phénomène inverse de celui qui se passe chez le têtard et la grenouille adulte.

Après un repas copieux, le tube digestif est rempli de fragments végétaux (feuilles hachées par l'appareil masticateur) sur toute sa longueur. Le gésier faisant défaut, les particules alimentaires qui sont relativement volumineuses peuvent passer facilement de l'œsophage dans l'intestin moyen. Là, elles su-

bissent le maximum de transformation sous l'influence des sucs digestifs, puis elles gagnent l'intestin postérieur.

Celui-ci, à la fin de la digestion renferme un cordon noirâtre, où beaucoup de débris végétaux sont encore reconnaissables au microscope. Les matières résiduelles de la digestion renferment de nombreux microorganismes et répandent une odeur très désagréable. Elles sont donc éminemment septiques.

Au moment de la défécation, qui, étant données les mœurs de l'insecte, a lieu souvent dans une petite quantité d'eau stagnante, on peut craindre une contamination de l'appareil stigmatique.

Ici, plus d'ampoule rectale pour projeter au loin les matières fécales, et d'ailleurs, elle serait sans utilité, les résidus de la digestion étant beaucoup trop volumineux pour être éloignés par ce moyen.

Et cependant, lorsqu'on conserve des Hydrophiles abondamment nourris dans une petite quantité d'eau, on constate qu'ils meurent bien plus rarement d'accidents septiques que les Dytiques. On a l'explication de ce fait, en constatant que dans l'eau nagent de longs cylindres ; ce sont les résidus de la digestion soigneusement enfermés dans une enveloppe imperméable constitué par le mécanisme que nous venons d'indiquer. Les matières fécales enrobées et en quelque sorte cachetées, restent ainsi dans l'eau sous cette forme et inaltérées pendant plusieurs jours.

Nous voyons donc intervenir ici un mécanisme bien différent des précédents, mais non moins efficace pour la préservation de l'appareil respiratoire.

*En résumé*, par un mécanisme que l'on pourrait désigner sous le nom peut-être un peu osé d'*entérite muco-membraneuse physiologique*, les excréments des Hydrophiliens sont entourés d'une enveloppe imperméable qui les isole du milieu aquatique ambiant, et empêche la contamination de l'appareil respiratoire.

Ce travail étant limité à l'étude des insectes aquatiques, je ne

puis m'étendre davantage sur les différents mécanismes de protection de l'appareil stigmatique contre les résidus digestifs. Il est probable que c'est là une des fonctions des *glandes anales* ; chez les Dytiscides à l'état parfait, ce rôle est sans doute important. Mes recherches sur ce point ont besoin d'être complétées.

Enfin, je rappellerai que les larves de certains insectes sont dépourvues d'anus perméable aux excréments. On sait par exemple, que les larves d'Hyménoptères (Abeille, etc.), celles des *Myrméleon* ont un tube digestif interrompu sur son trajet. Chez la larve d'Abeille, l'intestin moyen se termine en cœcum. L'intestin postérieur n'entrera en communication avec lui et ne continuera sa lumière que chez l'*imago*.

Chez toutes ces larves privées d'anus, les résidus digestifs s'accumulent au fond de l'intestin moyen pendant toute la vie larvaire. C'est là un fait qui ne s'observe dans aucune autre classe du règne animal.

Ces considérations ont besoin, pour être justifiées d'être appuyées d'expériences sur l'appareil stigmatique. Nous voici donc amenés tout naturellement à la seconde partie de ce travail.

## DEUXIÈME PARTIE

### **Recherches sur le mécanisme d'adaptation de l'appareil respiratoire des Trachéates au milieu aquatique.**

1<sup>o</sup> BUT DU TRAVAIL. — Le groupe des Trachéates composé des Arachnides et des Insectes est caractérisé par une disposition très spéciale de l'appareil respiratoire. Celui-ci est constitué par un lavis de tubes creux, remplis d'air qui s'ouvrent d'une part au-dehors, par des orifices appelés *stigmates*, et d'autre part se ramifient à l'infini au milieu des organes. Les

dernières ramifications se terminent autour, plus rarement à l'intérieur des cellules.

La caractéristique de la respiration trachéenne, c'est que l'air va à la recherche des éléments des tissus ; la circulation gazeuse, chez les Trachéates s'est substituée en grande partie à la circulation sanguine.

Cette dernière est même si réduite chez certains types qu'elle a été niée, à tort du reste, par certains anatomistes.

La respiration trachéenne s'est développée chez des êtres vivant essentiellement dans le milieu aérien, ce qui est le cas pour l'immense majorité des Trachéates. Mais certains d'entre eux se sont adaptés au milieu aquatique. Pour capturer leurs proies, ils vivent au contact de l'eau, ou même sous la surface de celle-ci. Et on assiste alors à ce fait paradoxal d'êtres creusés de multiples canaux capillaires, ayant schématiquement la structure de véritables corps spongieux et qui, cependant, pénètrent impunément dans le milieu aquatique sans que celui-ci les envahisse.

Au cours de mes recherches sur la digestion des Insectes aquatiques, j'avais été vivement frappé de l'efficacité de la protection contre l'entrée de l'eau dans le système trachéen. Les recherches bibliographiques ne m'ayant révélé aucun travail d'ensemble sur la question ; aucune théorie n'ayant, à ma connaissance, été fournie de ce singulier phénomène, il m'a semblé qu'il valait la peine d'être étudié.

J'ai pensé également que la connaissance précise de ce phénomène d'adaptation au milieu aquatique pouvait avoir une grande importance pratique. Ayant découvert le mécanisme qui s'oppose à la pénétration de l'eau par les orifices stigmatiques, il devait être possible de le mettre en défaut ; par conséquent, de remplir le riche lacis trachéen par un liquide toxique capable de causer la mort rapide de l'insecte. On conçoit l'intérêt de cette question en se rappelant le rôle considérable attribué aux insectes ou à leurs larves dans la propagation des maladies infectieuses.

Il était enfin permis d'espérer d'appliquer ces procédés convenablement modifiés à la destruction de certaines larves endoparasites (Oestres et autres Diptères), que leur épais revêtement chitineux rendait inexpugnables jusqu'ici.

### Modifications anatomiques apportées au système trachéen par l'habitat aquatique.

Avant d'aborder l'étude du problème qui vient d'être posé, il me semble convenable de rappeler les modifications essentielles apportées au système respiratoire des Trachéates par le séjour dans le milieu aquatique. Je n'envisagerai que les types principaux, créés par cette adaptation.

#### A. TYPE HOLOPNEUSTIQUE (1).

Si nous considérons un insecte aérien, nous constatons que des ouvertures stigmatiques *perméables* sont présentes sur tous les segments qui en portent normalement. (La tête en est toujours dépourvue, et souvent le premier segment thoracique). On compte ainsi d'ordinaire de chaque côté dix stigmates. Leur situation normale est *latérale* ; ils sont enchâssés dans la chitine molle qui unit l'arceau ventral à l'arceau dorsal; mais, par suite d'une adaptation au milieu extérieur, ils peuvent subir un déplacement notable. C'est ainsi que chez les Coléoptères, et, notamment chez les représentants aquatiques de cette famille, les stigmates abdominaux sont devenus nettement *dorsaux*. Ils s'ouvrent dans l'espace rempli d'air qui est recouvert par les élytres.

#### B. TYPE HÉMPNEUSTIQUE.

Par suite d'adaptation aux conditions extérieures, un nombre plus ou moins considérable de paires stigmatiques se sont obturées. Il en résulte des types secondaires :

*a. Type métapneustique.* — Tous les stigmates sont clos. Seule la *paire postérieure* reste perméable.

(1) Nous suivons ici la classification élaborée dans un mémoire fondamental de PALMEN (1877).

C'est là une adaptation très fréquente au milieu aquatique. Beaucoup de larves (Dytique, Hydrophile, etc.) appartiennent à ce type. Lorsqu'elles veulent renouveler leur provision d'air, on voit leur partie postérieure gagner la surface et les grands stigmates qui s'y trouvent s'ouvrir largement. Pendant ce temps, tout le reste du corps de la larve, et la tête en particulier restent dans l'eau ; il en résulte que la préhension de l'aliment et la mastication ne sont pas interrompues pendant la respiration ; celle-ci, au contraire, s'effectue avec une intensité remarquable pendant ce temps.

*b. Propneustique.* — Tous les stigmates sont clos. Seule la paire antérieure reste perméable.

C'est la contre-partie du type métapneustique. Il se rencontre surtout chez les pupes (*Culex*, *Corethra*). Celles-ci ne prennent plus de nourriture, la respiration s'exerce seule et ne peut venir troubler les phénomènes de préhension ou de mastication.

*c. Amphipneustique.* — Tous les stigmates de la zone moyenne du corps sont clos ; les paires antérieures et postérieures restent seules perméables. (Larves d'Oestrides, Asilides, etc.). Ce type résulte encore d'une adaptation au milieu dans lequel vit la larve ; la partie moyenne du corps reste plongée dans les substances en putréfaction.

Au point de vue *physiologique* ce type se confond avec le type métapneustique. C'est ainsi que les larves de mouches sont d'abord métapneustiques, puis elles deviennent amphipneustiques par apparition de stigmates antérieurs ; mais il n'est pas prouvé que ceux-ci soient utilisés par toutes les larves ; il est même à peu près certain, comme nous le verrons, que les larves d'Oestre qui sont dans le même cas, n'utilisent jamais leurs stigmates antérieurs. Ceux-ci ne prennent toute leur importance qu'au moment de la transformation et chez la nymphe.

Ajoutons qu'en réalité les choses sont encore plus compliquées. Chez les larves que nous venons de citer, il y a en réalité d'abord une, puis deux, enfin trois paires de stigmates à la partie postérieure. A chaque mur apparaît une nouvelle paire

de stigmates sur la plaque chitineuse qui renfermait la ou les paires précédentes.

On a donc à faire au point de vue anatomique à un faux type amphipneustique et au point de vue physiologique à un type métapneustique.

Nous n'insisterons pas sur ces détails ; nous n'en développerons que ce qui nous sera nécessaire dans le cours du mémoire.

### C. TYPE APNEUSTIQUE.

Tous les stigmates sont clos sans aucune exception.

Les échanges respiratoires (1) se font à travers le tégument chitineux, soit sur toute la surface du corps dont le revêtement reste mince, soit au niveau de certaines parties différenciées. [Fausses branchies (trachéennes), vrais branchies (sanguines)]. C'est là, à certains égards, l'adaptation la plus parfaite au milieu aquatique. Elle permet aux êtres qui en sont pourvus de vivre sans crainte d'infection, dans les eaux les plus polluées.

Ce type doit d'ailleurs se subdiviser en deux autres suivant que les trachées ont persisté à l'état ordinaire de conduits creux ou bien se sont transformés en filaments pleins, ou même ont tout à fait disparu. Nous trouvons tous les intermédiaires entre ces divers états ; ils peuvent se succéder chez un même insecte au cours des différentes phases du développement.

Citons quelques exemples du type apneustique. Chez les *Arachnides*, les *Pycnogonides*, beaucoup d'*Acariens* marins sont absolument dépourvus d'appareil respiratoire.

Chez les Insectes, les larves seules peuvent appartenir au type apneustique.

[Larves de *Corethra*, *Chironomus* pour les Diptères, larves d'Hyménoptères entomophages ; des *Gyrinides*, chez les Coléoptères ; de *Sialis* chez les Névroptères ; de *Paraponyx Stratiotata* chez les Lépidoptères, etc...]. On voit donc que dans tous les ordres d'insectes, certaines larves se sont adaptées d'une

(1) Ici c'est l'air en solution dans l'eau qui est utilisé pour la respiration.



manière parfaite à la vie aquatique. Tous les stigmates étant fermés, la contamination par le système trachéen est devenue impossible comme nous l'avons fait remarquer et l'insecte respirant l'air dissous dans l'eau n'est plus astreint à remonter périodiquement à la surface pour faire sa provision.

Nous arrêterons là ces considérations préliminaires, renvoyant aux traités spéciaux pour plus de détails et en particulier à l'excellent travail de PALMEN (1877) qui nous a beaucoup servi dans cette étude.

### Généralités sur les phénomènes de respiration externe des insectes aquatiques.

Nous venons de voir quel retentissement le milieu aquatique avait sur la morphologie des insectes aquatiques et de leurs larves ; nous avons constaté les adaptations plus ou moins parfaites de l'appareil trachéen à des conditions pour lesquelles il n'est nullement disposé. Nous avons vu que, d'une manière générale, la malléabilité qui permet ces adaptations est bien plus considérable chez la larve que chez l'*imago*.

Avant de passer à l'exposé de mes recherches personnelles, il me semble indispensable de rappeler les traits qui caractérisent les phénomènes de la respiration externe chez les Insectes aquatiques, je le ferai très brièvement.

1° *L'adaptation* au milieu aquatique est *parfaite*.

Les stigmates sont tous clos. L'insecte (presque toujours à l'état de leur larve) extrait l'air dissous dans l'eau. Il peut posséder des branchies trachéennes (Larves de Libellules, de *Sialis*, de Phryganes) ou des branchies sanguines (Larves de *Chironomus*). Il peut, au contraire, manquer de tous ces organes ; la respiration est alors diffuse au niveau de toute la surface du tégument ; les trachées elles-mêmes peuvent s'atrophier et disparaître totalement (larves de *Chironomus*, Acariens, etc.).

2° *L'adaptation* au milieu aquatique est *imparfaite*. Un nombre plus ou moins grand de stigmates a persisté ; si une

réduction a lieu, les stigmates perméables se localisent, comme nous l'avons vu, à une des extrémités du corps, de préférence à l'extrémité postérieure.

Cette deuxième section, de beaucoup la plus nombreuse, contient tous les insectes parfaits et un grand nombre de larves. Elle peut se subdiviser en plusieurs groupes :

a. L'insecte, grâce à sa faible densité et à la présence de poils hydrofuges à l'extrémité des pattes ou sur le corps, reste *constamment au-dessus* de la surface. Il progresse sur l'eau en glissant, on pourrait dire que c'est un insecte *hydroplane*.

Ce sont surtout certains Hémiptères qui ont subi cette adaptation (*Hydrometra*, *Gerris*, *Velia*). Sur la haute mer, on rencontre de curieux hémiptères qui appartiennent à ce groupe (*Halobates*, *Rheumatobates*).

Dans ce cas, l'insecte, au point de vue de l'acte respiratoire, est exactement dans les mêmes conditions qu'un insecte ordinaire, il mène une existence entièrement aérienne (1).

b. L'insecte passe la plus grande partie de son existence *sous la surface* de l'eau, mais il est dans une cavité remplie d'air, de sorte, qu'ici encore, le mode d'approvisionnement du système trachéen est le même que celui des insectes ordinaires. Ces insectes sont dans la situation des ouvriers placés dans les *cloches à plongeur* ou dans les *caissons*. Ils peuvent utiliser des abris naturels : des pierres creuses, des cavités. Ces insectes existent surtout sur le bord de la mer. Ils vivent sur terre durant la basse mer, et se réfugient dans leurs cloches à plongeur naturelles dès que la mer recouvre celles-ci et emprisonne une certaine quantité d'air pur qui suffira aux besoins de l'animal pendant la durée de la haute mer.

Je citerai un certain nombre de *Carabus* et surtout les *Aepus* (*Robini*, etc.).

Dans les marais, les chenilles de *Nonagria* (Lépidoptères), qui habitent les tiges creusées des *Typha*, rentrent dans cette catégorie.

(1) Les Podurelles peuvent aussi être rangées dans ce groupe.

c. L'insecte peut construire lui-même sa cloche à plongeur qu'il sait réapprovisionner d'air (Argyronète).

d. L'insecte procède à la manière d'un plongeur réduit à ses propres moyens. Il emporte sa provision d'air dans ses trachées et revient de temps en temps à la surface pour la renouveler.

Larves d'*Hydrophilus*, *Hydrocharis* et, en général, de tous les Hydrophiliens.

Larves des Dytiscides. — Larves de Diptères (*Culex*, *Stratiomyx*), etc....

e. L'insecte est comparable à un scaphandrier. Il passe sa vie dans l'eau, à une profondeur variable. Son appareil respiratoire est en relation avec un tube creux qui vient s'ouvrir à la surface de l'eau et permet le réapprovisionnement gazeux. Parmi les Diptères, nous citerons les larves d'*Eristalis*, les larves et les nymphes de *Ptychoptera*. Parmi les Hémiptères, nous avons la *Nepa cinerea* et la *Ranatra linearis*.

Nous verrons aussi dans un chapitre spécial que les œufs de plusieurs insectes aquatiques puisent l'air atmosphérique au moyen d'un mécanisme semblable.

f. L'insecte est comparable à un scaphandrier muni d'un réservoir rempli de gaz qu'il emporte avec lui, sous la surface de l'eau et, qu'il épuise à mesure de ses besoins.

Quelquefois le réservoir est constitué par un fourreau construit par l'insecte. C'est ainsi que des chenilles de Lépidoptères du genre *Hydrocampa* construisent un fourreau en accolant deux morceaux de feuilles semblables, découpés dans une plante aquatique (*Nymphaea*, *Potamogeton* ou *Lemna*), et en doublant l'intérieur du fourreau d'un revêtement de soie hydrofuge. La chenille qui a conservé la même apparence que les larves terrestres de Lépidoptères de la même famille, et dont les stigmates occupent la même situation vit, fixée par ses pattes membraneuses, à l'intérieur de cette loge remplie d'air et la transporte partout avec elle.

Plus souvent, le réservoir est constitué par un revêtement

de poils hydrofuges qui sont implantés sur diverses parties du corps.

Chez les Dytiscides, ces poils couvrent la partie *supérieure* de l'abdomen et l'air est emmagasiné entre les élytres et l'abdomen (1).

Chez les Hydrophyliens, chez beaucoup d'Hémiptères aquatiques (*Notonecta*, *Corixa*, etc.), le revêtement de poils hydrofuges se trouve à la partie inférieure de l'abdomen.

On a découvert en Amérique de très curieuses chenilles de Lépidoptères de la tribu des Chelonides, couvertes, par conséquent, de très longs poils et qui vivent complètement immergées. Chez elles encore, la région dorsale est couverte de poils hydrofuges qui emprisonnent dans leur lacis une masse d'air qui reste adhérente sous l'eau et qui constitue une provision dans laquelle les stigmates en nombre et situation normale, puisent l'air qui sert à la respiration.

On trouvera des renseignements plus complets sur cette question dans BAR (1873), LABOULBÈNE (1873), BERG (1875).

g. Enfin, dans un dernier groupe qui a donné lieu à de nombreuses discussions, mais sur lequel l'accord paraît s'être enfin établi, nous trouvons des larves très singulières. Elles appartiennent à des Coléoptères des genres *Donacia* et *Hæmonia*. Elles vivent constamment submergées et fixées sur les rhizomes de différentes plantes aquatiques (*Nymphaea*, *Potamogeton*, etc.). Elles ne viennent jamais chercher l'air en nature à la surface de l'eau, et cependant, elles ne possèdent aucun des organes qui permettent d'utiliser l'air dissous (branchies sanguines ou trachéennes) ; elles sont nues et ne possèdent aucune couche d'air adhérente ; d'ailleurs, à la surface du corps, on ne peut découvrir aucune ouverture stigmatique.

La taille de ces larves paraît d'autre part trop considérable pour que les échanges respiratoires à travers les téguments puissent être suffisants.

Un examen attentif des larves en question permet de décou-

(1) Telle est tout au moins l'opinion classique ; nous verrons comment elle doit être modifiée.

vrir à leur partie postérieure une épine recourbée et très acérée. Elle est creuse, perforée près de son extrémité, et présente à sa base deux petites ouvertures qui sont en communication avec les deux trachées longitudinales qui règnent sur les côtés de la larve.

L'épine creuse est un véritable trocart au moyen duquel la larve perfore les téguments des plantes sur lesquelles elle vit.

On sait que les tissus de ces végétaux aquatiques contiennent de larges méats remplis de gaz. Le système trachéen se trouve ainsi mis en rapport par l'intermédiaire de l'épine postérieure creuse avec l'atmosphère interne de la plante qui est riche en oxygène. Par ce mécanisme des plus curieux, la larve trouve donc le moyen de résoudre ce problème en apparence insoluble : respirer au fond de l'eau de l'air à l'état gazeux.

Cette intéressante question pourra être étudiée en détail dans les mémoires suivants : PERRIS (1848), SCHMIDT-SCHWEDT (1887 et 1889), DEVITZ (H.) (1888), SANDERSON (1900), MACGILLIVRAY (1903).

### I. — Etude de quelques larves apneustiques.

Nous allons d'abord étudier quelques larves qui présentent un système trachéen complètement clos. Elles nous serviront en quelque sorte de *témoins* dans l'étude qui suivra sur le rôle physiologique des *stigmata perméables*.

#### 1<sup>o</sup> *Nymphula stratiotata*.

Nous considérerons d'abord une très curieuse chenille de Lépidoptère qui est parfaitement adaptée au milieu aquatique. Elle vit, en effet, complètement immergée entre les feuilles de diverses plantes (*Potamogeton*, *Stratiotes aloïdes*) qu'elle réunit par des fils de soie, car elle possède ce curieux pouvoir de *filer à l'intérieur de l'eau*.

J'ai pu me procurer en quantité suffisante cette rare chenille

dans un étang des environs de Paris, grâce aux très obligeantes indications qui m'ont été fournies par M. l'abbé de Joannis, ancien président de la Société entomologique de France.

Il semble que cette chenille ait été, pour la première fois, décrite et figurée par DE GÉER (1774, T. I, p. 517). Elle lui avait été envoyée par Linné qui l'avait trouvée sur le *Stratiotes*.

Il voit parfaitement les poils chitineux creux qui naissent par touffes sur les parties latérales du corps ; il se rend compte que des trachées blanches pénètrent dans ces appendices creux et se mettent d'autre part en rapport avec les grosses trachées du corps de la chenille. Il n'hésite donc pas à assimiler ces filaments creux à des *branchies* (de Gêr dit des ouïes, mais la signification qu'il attache à ce mot impropre est évidente). Il voit d'autre part que la chenille possède des stigmates situés sur les parties latérales aux mêmes endroits que chez les chenilles terrestres. Les stigmates des 5<sup>me</sup>, 6<sup>me</sup> et 7<sup>me</sup> anneaux étant beaucoup plus gros que les autres surtout chez la larve arrivée à toute sa grosseur.

Mais, à côté de ces constatations anatomiques exactes, de Gêr attribue un rôle physiologique singulier à ces appareils.

Il pense que les filaments branchiaux sont « percés au bout ; « je le crois ainsi, bien que ces ouvertures ne sauraient être « visibles à cause de leur petitesse ».

Et voici quelle conception il se fait du fonctionnement de ces organes.

De Gêr suppose que « les chenilles inspirent ou qu'elles « pompent l'air par leurs stigmates, et qu'elles l'expirent ou « qu'elles le chassent par les ouvertures supposées des ouïes, « qui, dans ce cas, feraient la fonction des petits trous de la « peau des chenilles terrestres ? Mais peut-être qu'elles ne « respirent point du tout par les stigmates ; peut-être que « sur les chenilles, ils sont entièrement bouchés et qu'ils ne « serviront à la respiration qu'après qu'elles seront devenues « crisalides (*sic*) ».

On voit que l'opinion du célèbre naturaliste reste un peu flottante au sujet du rôle physiologique des filaments branchiaux.

Il constate cependant un fait intéressant, c'est que les chenilles peuvent vivre huit jours consécutifs dans l'huile et n'y filer.

Avant d'aborder la partie expérimentale, je compléterai sur quelques points les indications anatomiques de de Géer (fig. 21.)

Les filaments branchiaux transparents sont très ramifiés, beaucoup plus que chez les autres larves aquatiques qu'on rencontre fréquemment dans nos eaux (*Sialis*, *Phrygana*).

Tous les anneaux ne sont pas également bien pourvus de ces filaments branchiaux. Ainsi le 1<sup>er</sup> anneau n'en porte pas. Le 2<sup>e</sup> anneau porte un seul groupe de filaments (groupe dorsal).

Les anneaux suivants portent :

a). Deux groupes de filaments dorsaux ; le groupe antérieur composé ordinairement de trois filaments (fig. 22) est plus rapproché de la ligne médiane que le groupe postérieur composé ordinairement de 5 filaments.

b). Trois groupes de filaments latéraux. Deux s'attachent sur la même ligne horizontale, un autre s'attache plus près de la ligne ventrale. [Il n'est pas visible sur le dessin ci-contre].

Sur les côtés de la chenille, on voit par transparence régner tout le long du corps deux tubes d'un blanc nacré ; ce sont les grands troncs trachéens longitudinaux qui envoient des ramifications.

a. Aux différents organes du corps.

b. Aux filaments branchiaux.

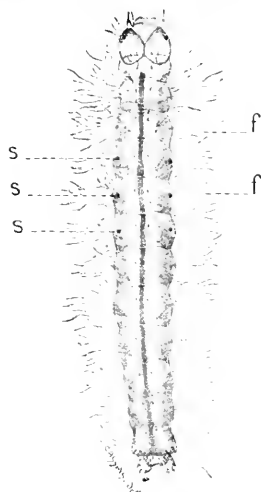


Fig. 21. — Chenille de *Nymphula stratiotata*.

f, f. : filaments branchiaux qui s'étalent dans l'eau sur les deux côtés de la chenille.

s, s, s. : Les trois paires de grands stigmates sur les 4<sup>e</sup>, 5<sup>e</sup>, et 6<sup>e</sup> anneaux. (Les autres stigmates qui sont plus petits et qui occupent une position plus ventrale ne sont pas visibles sur le dessin).

c. Aux stigmates. Chaque stigmate reçoit, en effet, une courte branche trachéenne. Nous y reviendrons dans un instant.

*Mode de respiration de la chenille.* — Il nous faut maintenant choisir entre les deux hypothèses formulées par de Gêér. Il est évident que les branchies qui ont la constitution typique des organes similaires des autres larves fonctionnent pour assurer l'hématose; mais les stigmates eux-mêmes sont-ils ouverts ou fermés?

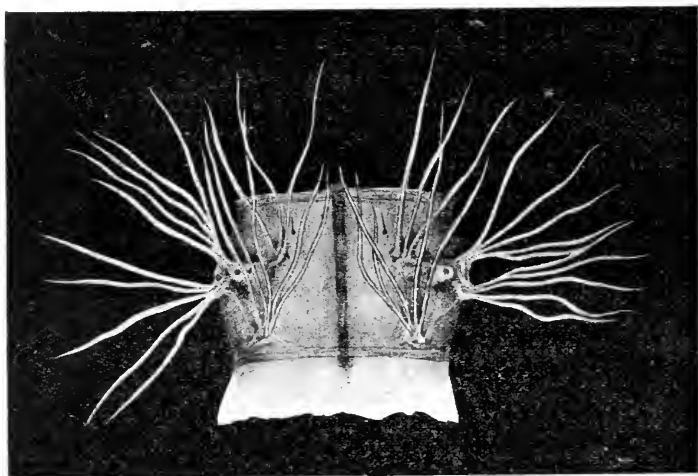


Fig. 22. — Chenille de *Nymphula stratiotata*. Vue de détail du 6<sup>e</sup> anneau. On voit les deux groupes de filaments branchiaux dorsaux, deux groupes de filaments latéraux et entre les deux, le gros stigmate situé sur un mamelon. (Un groupe de filaments latéraux situé sur un plan plus inférieur n'a pu être représenté).

Les habitudes de la chenille qui se tient constamment immergée permettent déjà de supposer qu'ils sont clos, mais nous verrons à propos d'autres insectes, que ce n'est pas là une preuve péremptoire. Il se pourrait que, par suite de circonstances particulières (assèchement temporaire du marais), la chenille se trouve momentanément à sec et utilise ses stigmates à la place de ses branchies devenues inutiles. L'expérience seule peut donc décider.

*Expérience 1.* — Une chenille de *Stratiotata* est immergée dans de l'huile d'olive intensément colorée par l'alcanine (1) de

(1) Cette matière colorante est extraite de la racine de l'*Alcanna tinctoria*.



Grübler. On la laisse séjourner environ cinq minutes, on l'essuie avec soin au moyen de papier buvard, et on l'examine sous l'eau au moyen du microscope binoculaire.

Grâce à la transparence parfaite des téguments, les trachées et les stigmates apparaissent avec la plus grande netteté. On acquiert la certitude absolue que les anastomoses trachéennes qui unissent les stigmates aux grands troncs longitudinaux ne contiennent pas la moindre trace d'huile colorée.

D'ailleurs, ces courtes branches trachéennes examinées avec le binoculaire à immersion à eau et à un grossissement d'environ 50 diamètres ne semblent pas identiques aux autres trachées (celles des organes ou des branchies) ; ce sont des cordons d'aspect mat et qui ne possèdent pas l'éclat soyeux des trachées remplies d'air.

La chenille qui a subi le contact de l'huile colorée est d'ailleurs restée en parfait état.

Comme comparaison, prenons une petite chenille d'arpenreuse de couleur verte qui vit en mai sur le poirier. Après un traitement identique à celui de la chenille de *stratitota*, elle sort inerte, elle semble morte.

En la disséquant sous l'eau, on constate qu'un grand nombre de trachées sont injectées d'huile rouge, en particulier, celles qui recouvrent le tube digestif. Ici les stigmates perméables ont laissé pénétrer l'huile par un phénomène de capillarité que nous étudierons plus tard et celle-ci a envahi les trachées les plus fines.

*Expérience 2.* — Une chenille de *stratitota* est plongée dans de l'eau de savon. Après un séjour de 15 minutes, elle en sort en parfaite santé.

Une chenille de Géomètre semblable à celle de la précédente expérience sort de l'eau de savon au bout de 3 minutes d'immersion en état de mort apparente. Elle est inerte et a sensiblement augmenté de volume.

*Expérience 3.* — Une chenille de *stratitota* est plongée dans un mélange d'huile d'olive, d'éther et d'alcanine. Au bout

d'une minute d'immersion, la chenille sort inerte, elle est anesthésiée. L'examen microscopique permet de certifier que la matière colorante et par conséquent, l'huile qui lui sert de véhicule n'a nullement pénétré à travers les stigmates.

Au bout de quelques minutes de séjour dans l'eau pure, l'éther est éliminé et la chenille recouvre ses mouvements et son allure habituelle.

*Expériences 4 et 5.* — Mêmes expériences que précédemment, mais la chenille reste beaucoup plus longtemps dans le mélange éther, huile colorée.

Au bout de 20 heures de séjour, la chenille est morte, mais le système trachéen n'est nullement envahi.

Au bout de 20 jours, le système trachéen est envahi, mais ceci est de toute évidence le résultat de l'altération des tissus de la larve.

*Expérience 6.* — Cette fois, on emploie une méthode d'investigation très différente des précédentes.

Une chenille de *N. stratiotata* est soumise progressivement au vide sous l'eau dans un flacon à faces parallèles à l'intérieur duquel on peut l'examiner facilement pendant tout le cours de l'opération au moyen du microscope binoculaire.

A mesure que la diminution de pression s'accroît, on voit des bulles d'air se former sur la surface du corps, notamment sur les branchies où les téguments sont beaucoup plus minces que partout ailleurs. Ces bulles prennent naissance en des points déterminés, grossissent et finalement se détachent pour traverser l'eau et gagner la surface libre où elles crèvent.

Les plus volumineuses se forment à l'entrée de la bouche.

Si nous recommençons l'opération précédente après avoir sectionné l'extrémité d'un filament branchial, nous voyons bientôt se former sous l'action du vide une file de bulles qui sortent *sans interruption* et précipitamment à l'extrémité de la trachée sectionnée. C'est un phénomène très différent de celui que nous offraient les bulles qui se forment sur la surface des téguments. Ici, nous avons la sensation bien nette d'une

communication entre le milieu extérieur et la cavité du système trachéen. Empiétant sur ce qui va suivre, nous pouvons dire que le même phénomène (chapelet de bulles) se produit à l'ouverture des stigmates lorsqu'ils sont perméables. — Pour prendre une comparaison banale, c'est, à une faible échelle, le phénomène qu'on observe lorsqu'on presse sur une chambre à air de bicyclette placée dans l'eau et présentant un trou très petit. Il est évident que le mécanisme est exactement le même dans les deux cas, le vide opéré à la surface du liquide ou la pression directe sur l'enveloppe ayant le même effet.

Si nous revenons à notre chenille de *N. stratiolata*, nous constatons, et c'est là le point important, qu'il ne se forme aucune bulle au niveau des stigmates, pas même au niveau des gros stigmates des 5<sup>e</sup>, 6<sup>e</sup> et 7<sup>e</sup> anneaux.

Voici donc une nouvelle preuve que tous les stigmates de notre larve sont complètement clos.

*Expérience 7.* — Re commençons l'expérience précédente, mais prenons une chenille qui soit arrivée à toute sa taille et que, d'après l'apparence qu'elle présente, nous jugions prête à se transformer en chrysalide. Nous constaterons alors que certains stigmates et notamment les *gros stigmates* donnent maintenant une file de bulles. Tous les stigmates ne deviennent pas perméables en même temps, et il ne paraît pas y avoir de règle fixe à ce point de vue, j'ai même constaté que dans certains cas, c'était un des petits stigmates, celui du 2<sup>e</sup> anneau, par exemple, qui devenait perméable le premier.

C'est qu'en effet, comme l'avait bien vu de Gêr, la chenille qui a atteint toute sa taille file dans l'eau entre les rameaux d'une plante aquatique une coque à double enveloppe, qui est remplie d'air et dans laquelle elle se transforme en une chrysalide *dépourvue de branchies* et présentant *trois paires de gros stigmates* (1) proéminents. Ceux-ci sont parfaitement perméables comme je m'en suis assuré.

(1) Ils correspondent bien aux gros stigmates de la larve, car ils sont aussi situés sur les 5<sup>e</sup>, 6<sup>e</sup> et 7<sup>e</sup> anneaux de la chrysalide, ce qui correspond chez elle aux 2<sup>e</sup>, 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> anneaux abdominaux.

Nous avons donc ici un exemple frappant d'un insecte qui, au cours de son développement, passe de la forme *apneustique* à la forme *holopneustique* modifiée, et nous voyons par quelles transitions ménagées et par quel mécanisme l'insecte passe d'une forme à l'autre.

*En résumé* : La *N. stratiotata* est une chenille de Lépidoptère parfaitement adaptée au milieu aquatique. Tous les procédés employés (vide, liquides capables de mouiller la chitine hydrofuge) concourent à montrer que cette larve a des stigmates bien formés au point de vue morphologique, mais *complètement clos* et sans usage au point de vue physiologique.

A la fin de la vie larvaire, ces stigmates deviennent encore plus apparents, surtout ceux des 5<sup>e</sup>, 6<sup>e</sup> et 7<sup>e</sup> anneaux ; ils deviennent perméables au moment de la transformation.

A la chenille possédant une respiration purement branchiale succède une chrysalide qui possède de gros stigmates perméables et respire l'air en nature. Elle est contenue dans une double coque soyeuse remplie d'air (1).

## 2<sup>o</sup> Larves de Phryganes.

Nous ne décrivons pas les larves de Phrygane qui sont connues de tous les naturalistes. On sait que ce sont des larves dont tous les stigmates sont clos et ont même complètement disparu. Elles portent sur les côtés des filaments délicats qui constituent des branchies trachéennes typiques.

Elles construisent des fourreaux au moyen de matériaux très variables ; elles s'y enferment et n'en laissent sortir que la tête et les pattes écailleuses. Ainsi se trouve assurée la protection des branchies.

(1) Il serait intéressant d'étudier par quel mécanisme cette coque qui est complètement immergée se remplit d'air et comment cet air se renouvelle. C'est un problème que je n'ai pas encore eu le loisir d'étudier. J'ai remarqué que cette coque à double enveloppe était toujours intimement soudée aux plantes aquatiques (*Potamogeton*) par son enveloppe extérieure. Y aurait-il là un mécanisme de soustraction gazeuse analogue à celui qui est employé par les larves de *Donacia* ?

Soumises aux expériences précédentes, ces larves se comportent exactement de la même manière que les chenilles de *Nymphula stratiotata*. Le contact des substances grasses, du savon, etc., ne leur est pas néfaste.

Quand on les soumet à l'action du vide, on observe un dégagement de bulles gazeuses qui se produisent au niveau des téguments, mais surtout en certains points d'élection (branchies, articulations des pattes, base des poils et particulièrement au niveau de la ligne de soies qui règne sur les côtés du corps).

L'ouverture de la bouche présente un dégagement gazeux particulièrement abondant. Ce fait est général et trouve, je crois, son explication dans les très nombreuses trachées richement ramifiées qui entourent l'intestin d'un lacs et pénètrent ses tissus.

Nous y reviendrons plus tard à l'occasion des larves de Libellules.

*En résumé* : Les larves de Phryganes présentent un système trachéen complètement clos, elles appartiennent au type *apneustique*. Ici la puppe possède également des branchies et nous n'assistons pas à la transformation observée chez la chenille de *Nymphula stratiotata*.

### 3<sup>e</sup> Larves d'Odonates.

Nous allons maintenant étudier des larves qui appartiennent à l'ordre des Névroptères, ce sont les Odonates connues vulgairement sous le nom de Libellules.

Leur appareil respiratoire présente plusieurs particularités fort curieuses. Il est bien connu dans ses grandes lignes, mais certains détails : la présence de stigmates perméables, par exemple, a donné lieu entre les naturalistes à des discussions sans nombre. Il semble que jusqu'à présent, on ne soit pas arrivé à une conclusion certaine à ce sujet. J'ai pensé, qu'en raison même de sa difficulté, je devais étudier ce sujet, afin de sou-

mettre à l'épreuve la technique employée dans mes recherches.

a. Description générale de l'appareil respiratoire des larves d'Odonates.

Lorsqu'on dissèque une de ces larves, on constate la présence de très gros troncs trachéens de couleur cuivrée dont la direction générale est antéro-postérieure. On distingue trois troncs principaux étagés de la région dorsale à la région ventrale et désignés, d'après leur situation ou leur distribution, par les expressions de troncs : supérieurs ou *dorsaux*, moyens ou *viscéraux*, inférieurs ou *ventraux*. Ils ont été décrits et figurés avec tous leurs détails par OUSTALET (1869). Le plus considérable de ces canaux aérifères est le tronc dorsal qui s'étend sur toute la longueur de la larve, pénètre dans la tête où il se bifurque, fournit des branches aux centres nerveux, des rameaux aux pattes, des anastomoses importantes aux autres troncs longitudinaux. En arrière, il envoie un nombre de branches considérable au rectum. Ce dernier segment du tube digestif est très développé chez les larves de Libellules. Il a la forme d'une ampoule pourvue de muscles striés sur sa paroi et tapissé de plis ou de villosités très nombreuses (plus de 24.000) dans sa cavité. Les dernières ramifications trachéennes sous forme d'un chevelu extrêmement fin pénètrent à l'intérieur des villosités chitineuses et viennent y former des branchies aériennes. Celles-ci plongent dans l'eau qui est tour à tour appelée et expulsée du rectum par les contractions de l'abdomen et par celles du rectum. Quand les mouvements de l'eau ont une soudaineté suffisante, l'animal est projeté en avant au moment de la phase d'expulsion. Les deux appareils respiratoire et locomoteur ont une liaison qui s'observe fréquemment dans la série animale.

Tous ces faits sont connus, je les rappelle brièvement, l'accord est à peu près fait à leur sujet.

J'arrive maintenant à la question des stigmates qui a donné lieu à tant de discussions.

Et d'abord, il semblerait que la présence de stigmates fut une superfétation chez un animal si bien pourvu de branchies (1).

D'autre part, la présence de stigmates paraît bien inutile chez une larve qui resté constamment submergée.

Mais laissons les probabilités déduites de la logique, et arrivons aux constatations matérielles.

Il semble bien que la question ne soit pas facile à résoudre, si on considère les opinions des divers auteurs qui se sont occupés de la question. Je vais passer les principales en revue, restant volontairement incomplet pour ne pas surcharger à l'excès ce travail.

Les premiers anatomistes qui ont étudié ces larves : SWAMMERDAM (1737), DE GÉER (1774), CUVIER (G.) (1798), VON SIEBOLD (1849) ne relèvent la présence d'aucun stigmate sur les téguments.

RÉAUMUR (1738, t. VI, p. 398), pense que notre « insecte qui respire l'eau, n'a pas moins besoin de respirer l'air ; c'est de quoi on a une preuve décisive quand on examine son corselet : on y découvre quatre stigmates dont deux placés en-dessus et près de la jonction du corps (2) sont surtout remarquables par leur grandeur.... Chacun des deux autres est posé au-dessus de l'origine d'une des premières jambes. »

En dehors de ces stigmates thoraciques, Réaumur décrit, (mais toujours sans les figurer) des stigmates abdominaux. Il y en aurait une paire par anneau situés de chaque côté du corps, à la partie inférieure dans une gouttière longitudinale. Seuls, le dernier et l'avant-dernier anneau en seraient dépourvus.

Enfin, fait curieux, et sur lequel nous aurons à revenir, l'excellent observateur qu'est Réaumur, note qu'on peut « huiler les stigmates de ces nymphes sans les faire périr. »

(1) Dans le groupe des Agrionides on trouve même des lamelles branchiales externes en plus des branchies rectales.

(2) Il est à noter que ce sont *les seuls* que figure le célèbre anatomiste.

CARUS (1827) ne mentionne pas de stigmates thoraciques, mais décrit huit stigmates abdominaux à chacun desquels vient aboutir une ramification trachéenne.

BURMEISTER (1832) ne signale pas de stigmates thoraciques, ni abdominaux chez la larve.

LÉON DUFOUR (1841) est très affirmatif. « Il n'existe qu'une seule paire de stigmates et elle est thoracique ». Ils sont « logés dans l'espace linéaire qui sépare le prothorax du mésothorax. »

Malgré sa « vénération, son culte » pour Réaumur, dont il connaît bien le mémoire, Léon Dufour ne parvient pas à retrouver ni la seconde paire de stigmates thoraciques, ni les stigmates abdominaux, et comme Sprengel s'est permis de retrouver les mêmes stigmates que Réaumur, il l'accuse de plagiat !

OUSTALET (1869) traite la question des stigmates dans son travail très soigné sur le système trachéen des nymphes de Libellules.

Il combat l'opinion de Léon Dufour et trouve « deux paires de stigmates thoraciques dans les *Aeschnides* comme dans les *Libellulides*, dans les nymphes comme dans les adultes. »

Mais dans les lignes qui suivent cette affirmation, Oustalet semble faire quelques restrictions au sujet de la perméabilité de ces stigmates.

Les deux grands stigmates antérieurs, les seuls admis par Léon Dufour « sont légèrement entr'ouverts et il n'y a d'autre obstacle au passage direct de l'air dans les trachées qu'une membrane délicate qui voile le fond de la chambre stigmatique et empêche l'irruption de l'eau. »

Quant aux stigmates thoraciques postérieurs, « ils ont dans l'*Aeschna maculatissima*, la forme d'un mamelon ovulaire (sic) et non perforé (1), ayant à son sommet une ligne brisée sinueuse suivant laquelle se fera l'ouverture. »

Remarque analogue à propos de la *Libellula vulgata* et quel-

(1) Non souligné dans le texte.



ques lignes plus bas, l'auteur ajoute « les stigmates n'acquerront « toute leur perfection que lors de la métamorphose... »

Oustalet ne dit rien des stigmates abdominaux décrits par Réaumur.

PALMEN (1877) dans son grand travail sur le système trachéen des Insectes traite avec détail de l'appareil respiratoire des Libellulides. Il arrive à cette conclusion que les stigmates décrits chez la larve et la nymphe sont clos et il les range dans la catégorie des *Insectes apneustiques*.

Hagen (1881) réfute l'opinion de Palmen dont il apprécie cependant le travail. Pour lui les stigmates thoraciques antérieurs sont certainement ouverts.

DEWITZ (1890) est le premier auteur qui envisage la question au point de vue physiologique, mais, il est vrai, avec une méthode assez imparfaite. Il plonge dans un mélange à parties égales d'eau et d'alcool à 95 degrés des larves et des nymphes de Libellules aux différents stades du développement. Dans ces conditions, quand un stigmate est perméable, il laisse échapper une file de bulles gazeuses ; si, au contraire, il est clos, le phénomène ne se produit pas.

Par cette méthode, Dewitz arrive aux conclusions suivantes :

a. *Æschna*. Les larves jeunes n'ont jamais les stigmates perméables. Les nymphes adultes ont, au contraire, les stigmates thoraciques antérieurs ouverts. Placés dans l'eau bouillie, on les voit quelquefois sortir de l'eau et puiser l'air en nature par les stigmates thoraciques, ce que ne font jamais les larves jeunes.

Si, après avoir séché une jeune larve au moyen de papier filtre, on lui obture le rectum au moyen de collodion, et qu'on la place dans l'air, elle meurt bientôt. Une nymphe adulte traitée de la même manière, survit, car ses stigmates thoraciques lui permettent de suppléer à sa respiration rectale supprimée.

b. *Libellula*. Ici, le système trachéen s'ouvre plus tôt que chez les *Æschna*. Les stigmates thoraciques deviennent perméables chez la larve à demi-grosueur.

De l'ensemble des travaux que nous venons de passer en revue rapidement, il se dégage une impression très confuse. On peut dire que presque toutes les opinions acceptables ont été tour à tour émises par les biologistes qui ont traité la question. Des observateurs éminents comme Réaumur, Léon Dufour arrivent à des conclusions diamétralement opposées.

Quelles peuvent être les raisons de divergences si complètes et si nombreuses?

*A priori*, on peut penser qu'elles sont de deux ordres :

1<sup>o</sup> Il est évident d'abord que, dans la plupart des cas, le problème posé n'était pas suffisamment défini. On sent à la lecture du mémoire que l'auteur ne fait pas une distinction assez tranchée entre une *apparence de stigmat* et un *véritable stigmat* ; il ne cherche pas à se rendre compte avec certitude si le stigmat est *fonctionnel*, s'il est réellement perforé.

2<sup>o</sup> Dans les rares cas où cette question est envisagée avec une précision suffisante, l'auteur ne possède pas la technique nécessaire pour la résoudre avec une entière certitude.

L'examen des téguments, même au moyen d'une bonne loupe, ne peut donner de renseignements certains à cet égard. Cet examen suffisant dans quelques cas particulièrement favorables, celui des gros stigmates thoraciques des *nymphes adultes* devient tout à fait impuissant dans les cas litigieux, nous en verrons des exemples frappants.

Le procédé des coupes histologiques qui, d'ailleurs, n'aurait pu être employé que par les auteurs récents, ne saurait non plus rendre de grands services dans le cas présent. Une membrane chitineuse d'une extrême minceur, comme celle qui est supposée par OUSTALET (1869) peut passer inaperçue, ou même ne pas avoir persisté sur une coupe. D'autre part, est-on sûr, même avec des coupes en série toujours difficiles à réussir avec ces tissus de chitine épaisse, de trouver une perforation d'un calibre très petit, lorsqu'elle existe ?

Il est évident, pour toutes ces raisons, que la technique employée doit être plus *physiologique* qu'*histologique*.

Un seul auteur paraît avoir envisagé la question sous cette face, c'est DEWITZ (1890) et son mémoire est intéressant à différents égards.

Ainsi, d'après ce que nous a appris l'étude de la *Nymphula stratiotata*, il semble bien probable que la distinction établie entre les stades jeunes et les stades avancés (larves et nymphes) soit tout à fait légitime. Nous allons voir qu'il en est bien ainsi.

*Technique employée.* — Je passe maintenant à la relation de mes recherches personnelles.

Deux moyens principaux sont à notre disposition pour décider si un stigmate est ouvert ou fermé.

1<sup>o</sup> Pénétration par le stigmate *lorsqu'il est perméable* de corps gras ou de leurs solvants, plus généralement de liquides ayant la propriété de mouiller la *chitine hydrofuge*. Divers procédés, inspirés de cette technique, peuvent être employés. Nous verrons dans la suite de cette étude qu'un des plus efficaces consiste à mélanger : huile (d'olive, par exemple) avec éther et un colorant (1) des graisses dissous dans un peu d'alcool. Si on dépose ce liquide sur un stigmate (vrai stigmate), le liquide pénètre par capillarité dans la trachée et peut être très facilement décelé en raison de sa coloration intense.

Si on a affaire à un faux stigmate, la pénétration n'a évidemment pas lieu.

2<sup>o</sup> Sortie sous l'influence du vide de l'air contenu dans les trachées ; une file de bulles qui se dégagent indique la place du stigmate. Afin d'observer le phénomène d'une manière plus commode et plus précise aussi, j'ai l'habitude de fixer l'animal au moyen de fil sur un morceau de feuille de plomb. Il est ensuite placé dans un flacon de cristal taillé qu'on remplit d'eau. L'insecte est ainsi immobilisé ; il ne vient pas surnager quand on fait le vide, et on l'examine dans d'excellentes conditions au microscope binoculaire.

(1) Les colorants les plus convenables et les plus fréquemment employés sont la *cyanine* ou *Bleu de Quinoléine* le *Sudan III* et l'*Alcanine*.

**A. — Action des liquides capables de mouiller la chitine hydrofuge.**

*Expérience 1.* — Larve d'*Æschna* à demi-grosneur, prise le matin même (16 août), à Clamart.

On la plonge dans le mélange éther, alcool, huile, cyanine.

On la laisse trois minutes.

La larve sort inerte du liquide (elle est anesthésiée. Une dissection soignée faite dans une solution de Na Cl sous le microscope binoculaire ne montre pas trace de liquide bleu dans le système trachéen. On porte particulièrement son attention sur les trachées qui se rendent aux téguments voisins de l'articulation des pattes postérieures (1).

*Expérience 2.* — Nymphe d'*Æschna* arrivée à toute sa taille. Les fourreaux alaires sont bien développés. Les stigmates situés à l'union du pro et du mésothorax sont parfaitement visibles à la loupe et même à l'œil nu.

On plonge l'insecte trois minutes dans le mélange précédent. Il sort inerte. La dissection montre que le liquide bleu n'a nullement pénétré dans le système trachéen. Les grosses trachées qui partent du stigmate thoracique ne contiennent pas trace de liquide. Ce stigmate est cependant perméable, car il suffit de l'entr'ouvrir avec une aiguille à dissection pour voir s'échapper à ce niveau une grosse bulle d'air qui sort de la trachée.

*Expérience 3.* — Nymphe d'*Æschna* à toute sa taille. Mêmes remarques anatomiques que précédemment. On plonge d'abord dans un mélange d'alcool à 75° et d'éther (2). On voit les stigmates thoraciques livrer passage à quelques bulles d'air fines. Le stigmate droit donne plus que le gauche. On constate que les bulles d'air se dégagent à son angle externe.

On plonge ensuite dans le mélange coloré identique à celui qui a été employé dans l'expérience 1. On laisse en contact pendant une heure. La dissection montre que le liquide coloré n'a nullement

(1) On verra dans un instant la raison de cet examen.

(2) Procédé analogue à celui qui a été employé par DEWITZ (1890).

pénétré dans le système trachéen, pas même au niveau des stigmates thoraciques certainement perméables, ainsi que la première partie de l'expérience a permis de le constater.

*Conclusion.* Ainsi le liquide oléo-éthéré ne pénètre nullement dans le système trachéen des larves et des nymphes d'*Æschna*. Or, ce liquide pénètre parfaitement les stigmates de tous les insectes et de leurs larves (1) ; il semblerait donc qu'on doive conclure que le système trachéen des larves et des nymphes des Odonates est clos.

Avant de tirer cette conclusion, passons à la seconde série d'expériences.

#### B. — Action du vide.

*Expérience 1.* — Larve d'*Æschna* à demi-grosœur (Longueur : 35 millimètres). Aucun stigmate visible.

On soumet à un vide progressif. Aucune bulle d'air ne se dégage d'abord.

Mais quand la pression est tombée à 110 millimètres de mercure, on voit un chapelet de bulles se dégager en un point voisin de la dernière patte droite. Ce dégagement gazeux, ainsi que nous l'avons dit à propos de la chenille de *Stratiotata*, est tout à fait comparable comme allure à celui qu'on obtient en pressant sur enveloppe de caoutchouc remplie d'air, percée d'un trou très fin et placée dans l'eau.

Fait à noter, ce chapelet de bulles est *intermittent*. Bien que la pression continue à tomber au-dessous de 110 millimètres, on voit le dégagement gazeux s'arrêter un instant pour reprendre ensuite. On a l'impression très nette que la perforation qui donne passage au gaz s'ouvre et se ferme alternativement.

Si, au contraire, on coupe une des pattes de l'animal, on voit bien encore une file de bulles gazeuses s'échapper au niveau de la blessure ; mais le dégagement gazeux commence à se pro-

(1) Le liquide des expériences précédentes envahissait parfaitement le système trachéen des larves d'*Eristalis*.

duire presque aussitôt qu'on commence à faire le vide et surtout il est *continu*.

Ainsi, chez cette jeune larve, sous l'action du vide, on n'observe aucun dégagement gazeux sur la partie dorsale de la région thoracique, au contraire, il existe certainement une perforation des téguments à la *partie ventrale* et un point voisin de l'articulation avec le corps de la troisième patte droite.

Le fait était si inattendu que j'avais d'abord cru à une blessure des téguments à ce niveau et mon cahier d'expériences porte encore la trace plusieurs fois répétée de cette erreur.

J'ai été obligé de me rendre à l'évidence et d'accepter la présence d'un orifice stigmatique dans la région indiquée pour les raisons suivantes :

1° A cause du caractère *intermittent* du dégagement gazeux.

2° Parce que si on laisse remonter la pression à la valeur normale et qu'on fasse de nouveau le vide, le dégagement gazeux commence toujours à se produire *au même degré de dépression* (110 millimètres dans l'expérience précédente).

3° Enfin et surtout, parce que le phénomène est *constant*. Toutes les larves d'*Æschna* examinées ont donné lieu à un dégagement gazeux unilatéral situé toujours dans la région indiquée. [Une seule fois, j'ai observé un dégagement bilatéral, mais toujours dans la même région.

Il me semble inutile de donner les relations des nombreuses expériences que j'ai faites sur les larves. Elles ne seraient que la répétition de ce que je viens de dire. Je me contenterai de citer deux autres expériences qui présentent des particularités intéressantes.

*Expérience 2.* — 4 mai 1909. Larve d'*Æschna* demi-gros-seur.

Vide progressif. Quand la pression est tombée à 40 millimètres de mercure, on voit une file de bulles gazeuses s'échapper près de l'articulation de la dernière patte gauche. Pas la moindre bulle dans la région dorsale.

5 mai. La même larve, conservée depuis la veille dans l'eau

ordinaire, a subi une mue. Ses nouveaux téguments sont encore très mous

On la soumet à un vide progressif. Quand la pression est tombée (à une valeur qui n'a pas été notée), on voit une file de bulles gazeuses se dégager près de l'articulation de la dernière patte droite ; par conséquent, au *point symétrique de celui qui donnait hier*. C'est là, un fait bien remarquable et qui, joint aux arguments précédents, ne peut laisser subsister le moindre doute sur la réalité de la présence d'orifices stigmatiques dans cette région.

On place cette larve quelques instants dans l'eau éthérée. Elle est presque aussitôt anesthésiée, beaucoup plus rapidement que les larves de la même taille qui, n'ayant pas subi de mue récente, ont des téguments chitineux plus imperméables.

On soumet de nouveau au vide cette larve anesthésiée. On observe de nouveau le dégagement gazeux au même point que précédemment, mais on observe de plus que la larve *se gonfle et vient flotter à la surface*. Or, ce fait ne se produisait nullement sur la même larve avant qu'elle ne fût anesthésiée. Retenons ce fait, nous y reviendrons un peu plus tard.

*Expérience 3.* — Larve d'*Eschna* jeune. Vide progressif. On constate ici, lorsque la pression est tombée assez bas, que le dégagement gazeux se produit *d'abord à droite*, puis que la raréfaction augmentant, une file de bulles prend aussi naissance *à gauche*. On laisse remonter la pression à la normale, puis on fait le vide de nouveau. On constate alors que les mêmes phénomènes réapparaissent *dans le même ordre*.

La larve a été disposée dans des conditions qui permettent un examen soigné au binoculaire de la région où se produit le dégagement gazeux. On constate que les deux stigmates qui « donnent » sont situés au *point de jonction du métathorax et du premier anneau abdominal*, en arrière de l'articulation de la troisième patte.

Ces stigmates sont extrêmement difficiles à voir ; dès que le dégagement gazeux a cessé, il devient très difficile de les

retrouver, même avec le microscope binoculaire, et quand on connaît exactement leur situation.

Il est probable que la très petite impression chitineuse qui existe à leur niveau se soulève et devient apparente au moment où on fait le vide, et qu'elle s'enfonce de nouveau et devient presque invisible dès que l'insecte remonte à la pression normale.

On termine cette recherche par la manœuvre suivante.

Au début de l'expérience, la larve pesait 0 gr. 545. Après l'avoir soumise pour la seconde fois au vide, on laisse remonter *brusquement* la pression à sa valeur normale. On la pèse de nouveau après l'avoir essuyée. Elle pèse 0 gr. 523. Elle a donc perdu 22 milligrammes de son poids primitif (ce qui s'explique en grande partie, par la perte gazeuse qu'elle a subie).

Mais, et c'est là le fait que je veux mettre en évidence, il n'y a certainement pas eu pénétration d'eau dans le système trachéen par les stigmates ventraux. En effet, une goutte d'eau de grosseur moyenne (de 20 au gramme) pèse 50 milligrammes. On aurait donc dans ce cas, observé une augmentation de poids.

La larve est très vive et paraît être en excellente santé. On la met dans un récipient isolé avec un peu d'eau, et on constate une demi-heure après qu'elle est morte. A ce moment, elle pèse 0 gr. 567. Elle a donc augmenté de 220 milligrammes.

J'ai tenu à citer cette expérience avec quelque détail, car il en est presque toujours ainsi quand une larve (ou une nymphe) ayant été soumise à un vide poussé à quelques centimètres de mercure, on laisse la pression remonter *brusquement*.

Quel est le mécanisme de la mort dans ce cas? Il semble bien qu'on doive l'attribuer à la pénétration de l'eau *au niveau des branchies rectales* formées de sacs chitineux d'une extrême minceur (à l'intérieur desquels se trouvent des trachées capillaires). Cette chitine si fragile se trouve violente au moment d'une brusque variation de pression, et devient lentement perméable à l'eau.



Il n'est pas possible, à mon avis, d'attribuer l'augmentation de poids à une pénétration d'eau par les stigmates, au moment de la hausse subite de pression, car cette pénétration aurait lieu instantanément, avant qu'ils n'aient eu le temps de se refermer.

Le phénomène sera d'ailleurs encore beaucoup plus facile à observer sur les grosses nymphes qui possèdent de grands stigmates parfaitement visibles, même à l'œil nu.

Une dernière remarque : On remet dans l'eau cette larve morte, et on fait un vide progressif dans le flacon qui la contient. On constate que les stigmates ne donnent plus maintenant *aucune bulle*.

L'air emprisonné dans les canaux stigmatiques se dilate sous l'influence de la dépression, on voit l'insecte se gonfler, en particulier le « *masque* », c'est-à-dire la lèvre inférieure articulée se déploie et devient en quelque sorte turgescente.

Si on laisse remonter la pression, l'animal reprend son aspect habituel.

Les mêmes phénomènes peuvent être reproduits autant de fois qu'on le désire.

Répetons maintenant les expériences précédentes sur des nymphes, c'est-à-dire sur des larves qui ont subi plusieurs mues, qui ont grandi et ont acquis des caractères particuliers (présence de fourreaux alaires, etc.).

*Expérience 4.* — Nymphe de grande taille à fourreaux alaires bien développés. — Vide progressif. Au moment où la pression dans le vase est tombée à 110 millimètres du mercure, une file de bulles s'échappe du *stigmate thoracique gauche*. Le *stigmate thoracique droit* ne donne rien, même lorsque la pres-

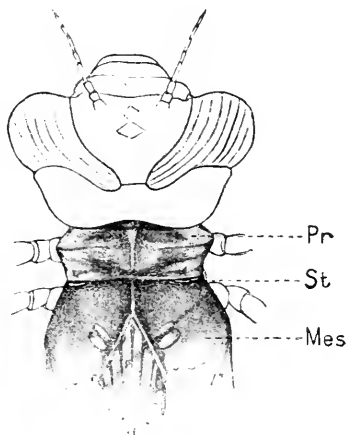


Fig. 23. — Nymphe d'*Aeschna* sp. (Partie antérieure).

*Pr* : prothorax ; *Mes* : mésothorax ;  
*St* : stigmate caché presque entièrement sous le rebord du prothorax.

sion est tombée au niveau très bas de 10 millimètres de mercure.

On laisse remonter la pression à la normale d'une manière *lente et progressive*.

On recommence la même expérience en portant spécialement son attention sur la région qui donne naissance à la file de bulles.

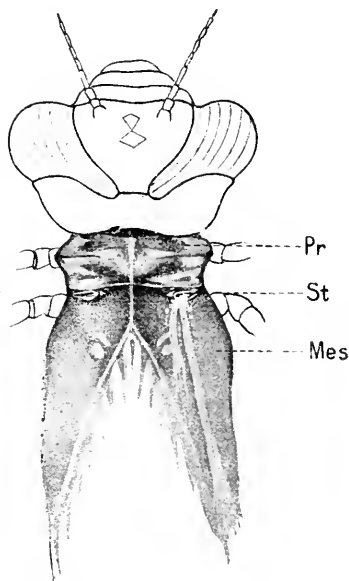


Fig. 24. — Nymphe d'*Aeschna* sp. soumise au vide dans l'eau.

Pr : prothorax ; Mes : mésothorax ;  
St : stigmate devenu apparent sous  
l'action du vide et laissant échapper  
une double file de bulles.

On remarque que les stigmates se présentent comme deux longues fentes, deux boutonnières dont l'axe est sensiblement perpendiculaire à l'axe longitudinal du corps. Ces stigmates situés à l'union du pro et du mésothorax sont, en temps normal, réduits à une simple ligne dissimulée dans un repli des téguments de sorte qu'on a beaucoup de peine à les découvrir.

A mesure qu'on fait le vide, l'air contenu dans les trachées se dilatant, les stigmates sont repoussés vers l'extérieur, ils deviennent de plus en plus apparents, les lèvres qui les limitent s'entr'ouvrent et finalement le gaz contenu dans le système tra-

chéen s'échappe sous forme de bulles.

Ce départ a lieu uniquement par l'*angle externe* du stigmate.

Tous ces faits sont *constants*, je les ai retrouvés chez toutes les nymphes examinées. C'est tantôt le stigmate droit et tantôt le gauche qui donne des bulles, mais il y a toujours une *inégalité* très frappante de *perméabilité* entre les deux. Lorsque le vide est poussé très loin, d'une manière très rapide, il arrive cependant assez souvent que les deux stigmates livrent des bulles de gaz, mais toujours avec une abondance très inégale.

Enfin, une dernière remarque assez importante : lorsqu'on expérimente sur une grosse nymphe, placée dans d'excellentes conditions d'éclairage, on voit qu'en réalité, il y a *deux files distinctes* de bulles qui sortent du stigmate. C'est ce qu'on a essayé de représenter sur la figure 24.

Une dissection attentive de la région montre, en effet, qu'il y a en réalité deux grosses trachées qui aboutissent à ce stigmate. C'est ce qu'a bien vu et bien représenté OUSTALET (1869).

D'ailleurs, sur les dépouilles des nymphes abandonnées au moment de l'éclosion de l'insecte parfait, on constate la présence évidente de ces deux troncs trachéens.

Quant aux stigmates thoraciques antérieurs, ils sont certainement imperforés, jamais ils ne donnent naissance à la moindre bulle gazeuse sous l'action du vide.

OUSTALET (1869, p. 141) est bien d'avis qu'ils sont imperforés (1) et qu'ils « n'acquerront toute leur perfection que lors de la métamorphose. »

Jamais non plus, je n'ai constaté la présence d'aucun stigmate véritable au niveau de l'abdomen comme le voulait Réaumur.

*En résumé*, les nymphes d'*Æschna* possèdent deux stigmates véritables et deux seulement. Ce sont deux longues fentes transversales situées dans un sillon intermédiaire au prothorax et au mésothorax. Chacun de ces stigmates est *double* en ce sens qu'il conduit dans deux gros troncs trachéens. Ces deux stigmates sont *inégalement perméables*.

Tous les autres stigmates décrits sont de faux stigmates; les deux stigmates ventraux de la larve paraissent s'être fermés chez la nymphe.

#### *Expériences sur Libellula depressa.*

Les nymphes de la *Libellula depressa* sont assez abondantes dans certaines mares bourbeuses et peu profondes.

(1) Oustalet n'est d'ailleurs pas du tout d'accord avec Réaumur, comme il le croit, sur la situation de ces stigmates. Pour Réaumur, ils sont situés « au-dessus de l'origine d'une des premières jambes, assez près de la jonction du corcelet et du col ». Pour Oustalet, ils sont situés au-dessus « de l'origine de la troisième patte ».

Ces nymphes vivent presque continuellement enterrées dans la vase ; elles ont les téguments souillés de particules terreuses et elles servent de support à de nombreux parasites.

Comme LÉON DUFOUR (1841) l'avait déjà remarqué, leurs grands stigmates thoraciques occupent une situation analogue à ceux des nymphes de *Libellula*, mais ils sont *beaucoup plus apparents*. Même à l'état de repos, on les distingue parfaitement à l'œil nu, sous forme de deux longues fentes perpendiculaires à l'axe du corps. Dès qu'on fait le vide, on voit ces stigmates proéminer et bientôt s'entr'ouvrir pour donner passage à une file de bulles gazeuses. Ici encore, un des stigmates est toujours beaucoup plus perméable que l'autre.

Comme ces stigmates sont beaucoup plus grands que ceux des *Libellula*, on peut suivre plus facilement au moyen du binoculaire ce qui se passe pendant qu'elles sont soumises à la dépression.

On constate que la sortie du gaz ne se produit qu'à partir d'un certain degré de vide, mais on voit parfaitement qu'à certains moments, bien que le vide se maintienne et même s'accroisse, les stigmates se ferment et que le départ de l'air est interrompu. On a l'impression très nette que les lèvres du stigmate s'abaissent et s'adossent mues activement par des muscles.

### *Expériences sur les Nymphes de Calopteryx.*

Les résultats sont les mêmes que sur les nymphes précédemment étudiées.

Il y a deux stigmates thoraciques *inégalement perméables*. Ici encore, ils peuvent être fermés d'une manière active par des muscles spéciaux ; le départ du gaz se produit donc par « *bouffées de bulles* ».

On sait que ces dernières larves possèdent à l'extrémité de l'abdomen trois branchies foliacées qui sont surajoutées aux branchies rectales. Si une de ces branchies externes vient à

être blessée comme cela s'est produit accidentellement au cours d'une des expériences que je ne rapporte pas en détail, on voit, au niveau de la lésion, s'échapper une file de bulles, mais cette fois d'une manière *continue*, l'animal est impuissant à empêcher la sortie du gaz par cette solution de continuité.(1)

### *Résultats d'ensemble. Discussion.*

En résumant toutes les expériences faites sur les larves d'Odonates, nous obtenons les résultats suivants :

1<sup>o</sup> L'emploi du liquide oléo-éthéré semblerait indiquer que ni les larves, ni les nymphes d'Odonates ne possèdent de stigmates perméables.

2<sup>o</sup> L'emploi du vide progressif donne des résultats différents :

a. Les *larves* possèdent deux stigmates ventraux extrêmement petits situés à la jonction du thorax et de l'abdomen. Ces stigmates sont inégalement perméables.

b. Les *nymphes* ne possèdent plus ces stigmates ventraux ; elles possèdent par contre de grands stigmates dorsaux à chacun desquels aboutissent deux gros troncs trachéens. Ces stigmates sont inégalement perméables.

Ainsi les deux méthodes de recherches employées nous conduisent à des résultats qui d'une part sont en contradiction, et d'autre part, sont très différents de tous ceux déjà si nombreux auxquels avait donné lieu l'étude de ces insectes. Il nous faut donc maintenant discuter ces deux points.

A. A propos des résultats opposés fournis par les deux méthodes, remarquons tout d'abord que le résultat négatif obtenu avec la première méthode doit disparaître devant le résultat positif obtenu avec la seconde méthode. Pour qu'il en fût autrement, il faudrait que cette seconde méthode pré-

(1) La différence dans le degré de perméabilité des stigmates ne tient probablement pas à une inégalité de *perforation*, mais plutôt à une inégalité dans le degré de *tonicité* des muscles obturateurs. Ceci résulte d'observations dans le détail desquelles je ne puis entrer ici.

sentât un vice quelconque que, par exemple, elle fût trop brutale et qu'elle produisît une perforation artificielle du stigmate normalement clos.

Or, ceci n'est certainement pas le cas pour les raisons suivantes :

1<sup>o</sup> Si un stigmate a laissé échapper ses bulles gazeuses sous une dépression déterminée, 120 millimètres de mercure, par exemple, qu'on laisse remonter la pression *lentement* à la normale, quelques heures après ou le lendemain, en soumettant la même nymphe à une dépression progressive, on constate que le départ des bulles gazeuses a lieu *pour le même degré de dépression*, ce qui n'aurait pas lieu, si on avait créé une perforation artificielle.

2<sup>o</sup> On peut provoquer la sortie par le stigmate du gaz contenu dans l'appareil respiratoire par d'autres moyens, par exemple en immergeant une nymphe dans l'alcool à 50 pour 100 ou dans l'eau tiède, ou même simplement en déprimant les téguments au voisinage du stigmate en même temps qu'on entr'ouvre celui-ci avec une pointe fine.

Donc, il n'y a pas le moindre doute à conserver ; il est certain que les stigmates décrits chez les larves et les nymphes des Odonates sont bien perforés.

B. Comment alors expliquer la contradiction existant entre les résultats des deux méthodes?

Cette contradiction n'est qu'apparente et voici pourquoi.

Empiétant sur les expériences qui vont suivre, nous pouvons dire que si les liquides, tels que l'huile ou mieux l'huile éthérée pénètrent par les stigmates à l'intérieur du système trachéen, cela tient à la *constitution physique du stigmate*.

Celui-ci est percé au centre d'un orifice chitineux qui est limité sur son pourtour par un *anneau de chitine hydrofuge*, c'est-à-dire de chitine qui ne se laisse pas mouiller par l'eau ordinaire. Cette disposition met le système trachéen à l'abri de l'envahissement par l'eau environnante, mais elle a un inconvénient, c'est de provoquer l'introduction dans la trachée de tout liquide

capable de mouiller la chitine hydrofuge, et cela par simple capillarité.

L'immense majorité des stigmates des insectes sont construits sur ce modèle, aussi le liquide oléo-éthéré convenablement coloré, devient-il un véritable réactif de tout stigmate perforé.

Mais il y a quelques rares exceptions, et le stigmate des larves et des nymphes d'Odonates en fait précisément partie. Lorsqu'on examine ces organes dans des conditions favorables, lorsque surtout on pratique des coupes perpendiculaires à l'axe, on reconnaît que cet organe a ici une constitution particulière. Le cadre chitineux hydrofuge existe bien, mais il est surmonté d'une autre zone chitineuse *non hydrofuge* ; lorsque le stigmate est fermé, cette dernière seule apparaît au niveau des téguments. Dans ces conditions, une goutte d'huile ou d'un liquide analogue déposé sur la région stigmatique n'aura aucune tendance à pénétrer dans le système trachéen.

En somme, de par la constitution anatomique du stigmate, l'emploi du liquide oléo-éthéré est à rejeter, il ne peut donner dans ce cas qu'une indication fausse, si on lui demande de jouer le même rôle que chez les autres insectes.

Ainsi disparaît la contradiction entre les deux méthodes qui n'était qu'apparente.

#### RÔLE PHYSIOLOGIQUE DES STIGMATES DES LARVES ET DES NYMPHES D'ODONATES.

On sait que les larves et les nymphes d'Odonates mènent une vie essentiellement aquatique. Elles sont constamment immergées et se tiennent même presque toujours sur le fond de mares ou flaques d'eau très polluée. Elles sont d'autre part, très largement pourvues de branchies qui doivent amplement suffire à l'acte respiratoire. On se demande dans ces conditions de quelle utilité peuvent être des stigmates destinés uniquement à respirer l'air à l'état gazeux.

Réaumur pensait que les stigmates étaient chez les larves et nymphes d'Odonates des orifices *d'expiration* ; l'air *neuf* eût été absorbé par les branchies, et l'air *usé* expulsé par les stigmates. L'observation la plus soutenue de larves respirant avec activité ne permet jamais de constater le plus léger dégagement gazeux en temps normal au niveau des stigmates.

Léon Dufour a émis une autre hypothèse qui a beaucoup plus de chance d'être vraie. Il pense que les stigmates servent aux nymphes à respirer l'air en nature dans le cas où les mares qui les contiennent viennent à se dessécher ; les nymphes de *Libellula* habitant des flaques d'eau très peu profondes seraient très exposées à cet inconvénient ce qui expliquerait la présence chez elles de stigmates très développés.

En fait, les larves et les nymphes retirées de l'eau vivent parfaitement et très longtemps dans l'air humide comme je m'en suis souvent assuré ; mais il n'est pas certain que, dans ces conditions, les branchies rectales ne puissent continuer à fonctionner

Il me semble possible aussi que les stigmates soient des sortes de soupapes de sûreté, destinées à laisser échapper un peu d'air lorsque la tension de celui-ci acquiert une valeur exagérée à l'intérieur du système trachéen, soit sous l'influence de la dépression atmosphérique, soit plutôt sous l'influence d'une rapide élévation de température, lorsque la nymphe passe du fond d'une mare aux bords ou à la surface chauffés par le soleil.

En fait, nous avons vu qu'on observait un dégagement gazeux dans ces conditions.

Mais, à mon avis, le rôle le plus important des stigmates (et ici j'ai uniquement en vue les gros stigmates thoraciques des nymphes) est le suivant.

Ce sont des *appareils d'éclosion*.

Les phénomènes de la métamorphose des Odonates, et, en particulier, ceux de l'éclosion de la *Libellule* déprimée ont été étudiés, il y a longtemps déjà, par JOUSSET DE BELLESME (1878).



J'ai assisté moi-même plusieurs fois à l'éclosion de nymphes de *Libellula* ou d'*Eschna*. C'est un phénomène des plus frappants en raison de l'accroissement rapide de l'insecte parfait au sortir de l'enveloppe de la nymphe et de l'énorme différence de taille qui existe entre les deux états.

Ainsi la longueur totale de la nymphe de la *Libellula depressa* est de 25 millimètres environ, tandis que celles de l'*imago* est de 41 millimètres, le thorax passe de 7 à 12 millimètres ; pour les ailes, le fait est encore plus frappant ; les fourreaux alaires mesurent 7 millimètres et les ailes développées 36 millimètres. Et, comme le fait remarquer Jousset de Bellesme, l'écart entre les dimensions de la nymphe et celles de l'*imago* est d'autant plus frappant, que le développement complet de celui-ci se fait en moins d'une heure.

Quel est le mécanisme de ce développement si remarquable et si rapide ? Le même auteur nous l'a fait connaître, et j'ai pu vérifier l'exactitude des faits annoncés, mais il y a un point essentiel sur lequel je diffère d'avis avec lui.

Voici du reste, la relation d'une de mes observations d'éclosion.

1<sup>er</sup> juin 1910. 9 heures du matin. Une *Libellula depressa* vient de quitter l'enveloppe chitineuse de la nymphe à laquelle elle est fixée par ses pattes. Son abdomen est *extrêmement* distendu et transparent. Il n'existe pas de sillon à la partie ventrale comme chez la Libellule éclore depuis quelques heures.

Les trois paires de gros stigmates thoraciques sont parfaitement visibles ; les stigmates situés à l'union du prothorax et du mésothorax sont ouverts et semblent en pleine fonction.

Sous l'abdomen, on aperçoit aussi nettement une double rangée de stigmates beaucoup plus petits que les précédents. Il y en a une paire à chaque anneau. Ils sont certainement perméables, car de l'huile à laquelle on a incorporé du noir de fumée pénètre par ces orifices et gagne les plus fines ramifications (1).

(1) Je m'en suis assuré en fixant des morceaux de tissus et les débitant en coupes.

On fixe l'animal sur le fond liéged'une cuvette et on le dissèque dans le chlorure de sodium à 6 pour 1000.

Aussitôt que les téguments très mous de l'abdomen sont incisés, on voit apparaître une sorte de ballonnet dont l'enveloppe mince, transparente, ressemble à de la baudruche. C'est la partie moyenne du tube digestif, le ventricule chylique extrêmement distendu par une masse d'air qui le remplit.

On voit ramper à sa surface :

1<sup>o</sup> De nombreuses trachées dont les fines ramifications se perdent dans ses parois ;

2<sup>o</sup> Le vaisseau dorsal situé sur la partie supérieure et médiane ; il est animé de contractions rythmiques.

3<sup>o</sup> Deux bandes latérales brunâtres auxquelles aboutissent de nombreuses trachées. Ce sont les ovaires, ainsi que le prouve l'examen microscopique (1).

En continuant en avant l'incision des téguments, on constate que les portions antérieures du tube digestif (œsophage) sont également distendues par une masse d'air située à leur intérieur.

Le tube digestif ainsi gonflé d'air vient presser sur les organes environnants, il augmente la pression du sang, notamment à l'intérieur de l'aile qui acquiert une véritable turgescence. Jousset de Bellesme a prouvé que c'est là qu'il faut voir le mécanisme du développement rapide des divers organes de la Libellule. Si, en effet, on vient à vider d'air le tube digestif en introduisant par l'anus une tige creuse de graminée, le développement de l'insecte est immédiatement arrêté et ne reprendra plus.

Mais par quel moyen le tube digestif peut-il ainsi s'emplir d'air? Jousset de Bellesme n'hésite pas à avancer que c'est par un phénomène de *déglutition*.

« Dès que la tête de l'insecte est sortie de son enveloppe,

(1) Ces ovaires présentent un phénomène remarquable que je n'ai pas vu décrire ; quand on vient à les pincer dans le chlorure de sodium, ils se contractent énergiquement. L'examen microscopique ne m'a pas permis d'y découvrir de fibres musculaires striées.

« celui-ci déglutit de l'air : il en emmagasine peu à peu dans  
« son tube digestif autant qu'il en peut contenir. C'est par la  
« bouche que l'air est introduit, car le thorax est gonflé à une  
« époque où l'abdomen ne l'est pas encore. » (p. 55).

Voici le point sur lequel je cesse d'être d'accord avec l'auteur cité et voici pour quelles raisons :

1<sup>o</sup> La bouche de la nymphe des Odonates a une organisation qui ne lui permet pas de *déglutir* l'air. Elle ne possède pas de parties molles et musculuses capables d'emprisonner de l'air dans la cavité buccale.

2<sup>o</sup> Le gonflement de l'insecte *précède sa sortie de l'enveloppe nymphale*. On voit le thorax de la nymphe se gonfler et les téguments éclatent suivant une ligne médiane située entre les fourreaux alaires.

Or, à ce moment, *la tête de l'insecte est encore dans son enveloppe* ; donc le mécanisme indiqué par Jousset de Bellesme n'est point acceptable.

Mais alors quelle est la voie d'introduction de l'air ?

Si on examine le tube digestif gonflé, on voit en le réclinant, que, sur sa surface inférieure, rampent deux très grosses trachées plates. Ce sont elles qui envoient à l'organe ces nombreuses ramifications dont nous avons déjà parlé.

Elles vont prendre naissance aux deux gros stigmates thoraciques déjà perméables chez la nymphe.

Voici, à mon avis, comment les choses se passent. Dès que la nymphe est sortie de l'eau et s'est solidement fixée sur une plante aquatique, ses gros stigmates thoraciques s'ouvrent et l'air est introduit par là dans le système trachéen. Les grosses trachées thoraciques les seules gonflées à ce moment portent l'air à l'intérieur des parois du tube digestif. Il se produit alors sans doute un véritable phénomène de sécrétion gazeuse de la part des cellules épithéliales de l'intestin moyen, phénomène analogue à celui qui se passe dans la vessie natatoire des poissons ; l'air peut être ainsi accumulé *sous pression* dans le tube digestif hermétiquement clos au niveau

de l'œsophage et de la terminaison de l'intestin moyen (1).

Il existe évidemment un moyen de prouver le bien-fondé de cette manière d'envisager le phénomène, c'est d'obturer les gros stigmates thoraciques au cours des phénomènes de la métamorphose et de voir que ceux-ci sont entravés. On pourrait, par exemple, déposer une goutte d'huile ou de paraffine liquéfiée sur les stigmates thoraciques, soit chez la nymphe déjà fixée, soit chez *l'ímago* au moment où le thorax sort de l'enveloppe. Les circonstances ne m'ont pas encore permis de réaliser cette expérience.

Je ferai enfin une dernière remarque. Etant donné ce que nous avons vu chez la chenille de *Nymphula stratiotata* et ce que nous constaterons aussi sur d'autres larves, en particulier sur celle du Dytique, il ne me semble pas impossible qu'à la fin de la nymphose, tous les stigmates et même les stigmates abdominaux puissent devenir perméables. Ainsi se trouverait vérifiée et expliquée l'affirmation de Réaumur qui aurait examiné des nymphes *mûres*.

En faisant ces réserves au sujet des quelques points qui restent à éclaircir, on peut résumer dans les propositions suivantes, les faits que nous avons établis sur l'appareil respiratoire des Odonates.

*Conclusions générales :*

1<sup>o</sup> Le système respiratoire des larves et des nymphes d'Odonates *n'est pas clos* ; il n'appartient pas au type apneustique, comme le voulait Palmen.

2<sup>o</sup> Chez la *larve*, il existe *deux stigmates ventraux* situés à l'union du dernier anneau thoracique et du premier anneau abdominal.

3<sup>o</sup> Chez la *nymphe*, les stigmates précédents se sont fermés. Par contre, il existe deux gros stigmates situés sur la partie dorsale du thorax dans un sillon intermédiaire au prothorax et au mésothorax. Deux grosses trachées aboutissent à chacun de ces stigmates.

(1) On constate en effet que la réplétion gazeuse du tube digestif s'arrête toujours au niveau de l'insertion, des tubes de Malpighi. Le rectum n'y prend jamais part.

4<sup>o</sup> En raison de leur structure particulière, ces stigmates ne sont perméables ni à l'eau, ni aux graisses ou à leurs solvants (savon, éther...)

C'est grâce à cette disposition que les larves et les nymphes d'Odonates peuvent peupler les mares où l'eau très polluée ne permet la vie d'aucun autre insecte à stigmates perméables.

5<sup>o</sup> Les stigmates des larves et des nymphes sont des « appareils de sûreté » permettant la sortie d'une certaine quantité d'air dans le cas de suppression à l'intérieur du système trachéen.

Les gros stigmates thoraciques des larves peuvent suppléer à la respiration branchiale en cas de dessèchement des mares,

Leur principale fonction se manifeste au moment de la métamorphose. Ce sont des *stigmates d'éclosion*.

On voit que les conceptions *morphologiques* et *physiologiques* auxquelles j'aboutis diffèrent beaucoup de celles des nombreux auteurs qui ont étudié la question avant moi.

Elles me paraissent devoir être préférées, car elles sont le résultat d'une technique bien supérieure à celle qui avait été utilisée jusqu'à présent.

#### IV. — Étude de larves et insectes parfaits respirant toute leur vie l'air en nature au moyen de stigmates.

Jusqu'ici, nous avons étudié soit des types de Trachéates apneustiques extrayant au moyen de branchies l'air dissous dans l'eau, soit un type de transition : les larves et nymphes de Libellules qui sont pourvues en même temps de branchies et de stigmates, mais qui n'utilisent jamais ces derniers dans les conditions normales.

Nous allons maintenant expérimenter sur des types (larves et *imagines*) pourvus d'un système trachéen fonctionnant normalement et constamment pour l'approvisionnement de l'air en nature.

*Plan du travail.* — Nous allons voir que les insectes aquatiques

que nous allons étudier, ainsi que leurs larves ont des orifices stigmatiques qui s'ouvrent à la surface de l'eau ou tout au moins très près de celle-ci. Deux questions vont surtout nous occuper :

1<sup>o</sup> Comment se fait-il que l'eau ne s'introduise jamais dans le système trachéen à travers ces stigmates. Par suite de remous, de clapotis, il doit arriver fatalement que l'eau vienne à couvrir le stigmate ouvert aux différents temps de l'acte respiratoire et en particulier au moment de l'inspiration. Y a-t-il dans ces cas, introduction d'eau dans le système trachéen comme cela se passe chez un vertébré qui « boit un coup » pour employer une expression vulgaire, mais juste et imagée.

Sinon, quel mécanisme prévient à coup sûr cet accident fâcheux ?

2<sup>o</sup> Nous avons déjà rappelé incidemment que les corps gras (huile) avaient la propriété de pénétrer les stigmates des insectes. Le fait était déjà connu d'ARISTOTE qui admettait que les insectes ne respirent pas, mais qui avait vu cependant qu'ils meurent dès qu'on huile leurs stigmates. Il a été retrouvé par Malpighi, Spallanzani, Réaumur.

En vertu de leur faible densité, les corps gras se localisent à la surface de l'eau ; les huiles s'y étendent sous forme d'une mince pellicule, les particules imprégnées de substances grasses (grains de pollen, noir de fumée, etc.), flottent sur la surface, et, en vertu d'un phénomène capillaire bien connu, sont attirées par les corps flottants de mêmes propriétés physiques. Il résulte de ces remarques que les stigmates des insectes aquatiques qui s'ouvrent au contact de la surface ont beaucoup de chance de se trouver en rapport avec des substances qui sont capables de les pénétrer ; de là, des occasions sans cesse renouvelées d'asphyxie ou de contamination qui sont loin d'exister au même degré chez les insectes aériens.

Il nous faudra donc chercher par quels moyens les insectes aquatiques parviennent à lutter victorieusement contre ces causes de destruction.

1<sup>o</sup> *Larves de Dytiscides*. — Nous commencerons par étudier

aux deux points de vue que nous venons d'exposer les larves des Dytiscides, et nous choisirons parmi elles trois espèces communes dans les étangs des environs de Paris : *Dytiscus marginalis* L., *Hydaticus sulcatus* L., *Cybisteter laterali marginalis* de Gée. Toutes ces larves appartiennent au type métapneustique.

A. Description anatomique de l'appareil respiratoire.

a. Vue d'ensemble. Lorsqu'on a ouvert une de ces larves et qu'on a enlevé les téguments dorsaux, on voit apparaître de chaque côté du corps deux longs rubans brillants, ce sont les grosses trachées longitudinales. (Tr. fig. 25 et fig. 26.) Elles présentent des particularités très frappantes.

1<sup>o</sup> Elles sont énormes par rapport à la taille de la larve ;

2<sup>o</sup> Elles ne sont pas cylindriques comme toutes les trachées, mais leur section transversale est elliptique.

3<sup>o</sup> Leur calibre va en croissant lorsqu'on s'éloigne des stigmates postérieurs et qu'on les suit vers la partie antérieure de l'insecte. C'est là un fait très remarquable et tout à fait en désaccord avec ce qui se passe

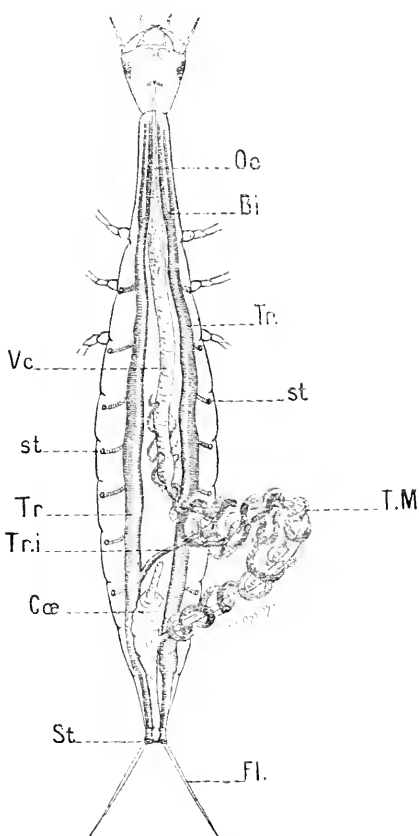


Fig. 25. — *Hydaticus sulcatus* L. Larve montrant les systèmes digestifs et respiratoire.

Ce : œsophage ; V. c. : ventricule chylifère (intestin moyen) ; T. M. : Tubes de Malpighi entourant l'intestin postérieur ; Cæ : Cœcum ; Tr. : grosses trachées longitudinales ; Bi : Bifurcation de cette trachée au niveau du premier anneau ; Tr. i. : branche trachéenne destinée à l'intestin postérieur et aux tubes de Malpighi ; St : stigmates postérieurs ; st : stigmates latéraux (faux stigmates) ; Fl : cerques ou flotteurs.

chez les insectes terrestres. Là, en effet, le tronc trachéen qui

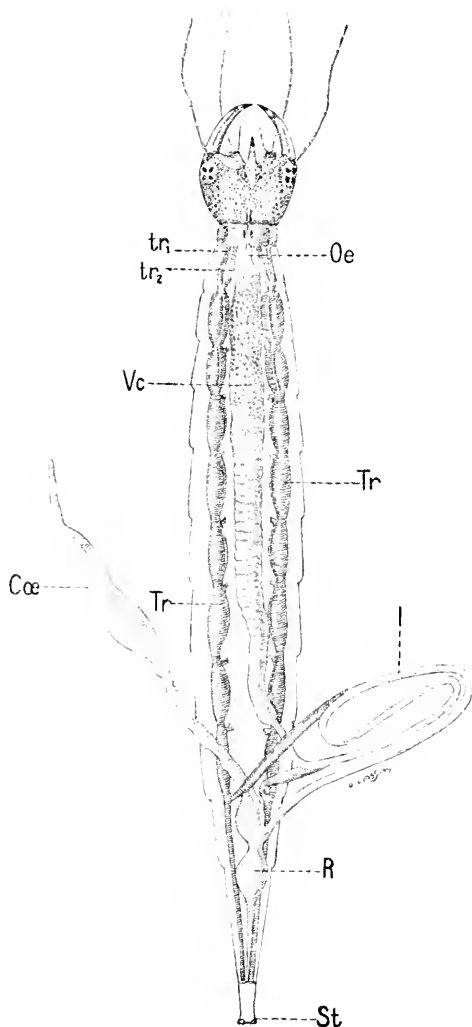


Fig. 26. — Larve de *Cybisteter laevis-marginalis*.

Oe : œsophage; V. c. : ventricle chylifère; I : intestin;  
R : rectum; Cæ : cœcum; Tr : grosse trachée longi-  
tudinale; tr1, tr2 : bifurcation antérieure de la  
grosse trachée; St : stigmat.

part d'un stigmate se divise en branches d'un calibre plus faible qui se subdivisent elles-mêmes à la manière d'un arbre qui se ramifie ;

4° Ces gros troncs trachéens présentent une tendance à la métamérisation. Ce caractère s'accroît au maximum chez la larve de *Cybisteter* où la trachée longitudinale présente un étranglement très accentué au niveau du début de chacun des anneaux ;

5° Enfin, ces énormes rubans trachéens plus ou moins aplatis présentent la striation caractéristique de ces organes due, comme on le sait, à la présence du fil spiral, mais elles ne sont jamais d'un blanc pur ; elles sont grisâtres ou d'une couleur cuivrée. Nous

avons fait une remarque analogue au sujet des grosses trachées des Libellules.

*Anastomoses.* — Ces grosses trachées longitudinales sont iso-



lées l'une de l'autre sur la plus grande partie de leur trajet, mais elles sont réunies par des anastomoses transversales à la partie antérieure (au niveau de premier anneau) et à la partie postérieure (au niveau du dernier ou des deux derniers anneaux (1)).

*Trachées secondaires.* — Les deux gros troncs longitudinaux fournissent sur leur parcours des branches secondaires qui se rendent aux différents organes et tissus du corps.

Parmi celles-ci, il en est de remarquables qui doivent nous arrêter.

a. Du côté externe, les gros troncs envoient dans chaque

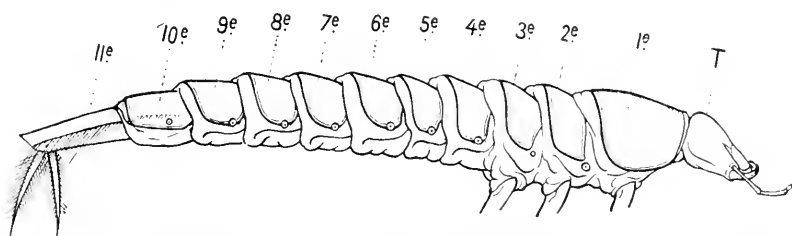


Fig. 27. — *Dytiscus marginalis* L. Larve au moment de la métamorphose en nymphe vue de profil de manière à montrer la situation des stigmates latéraux qui deviennent perméables à ce moment.

T : tête.

Les différents anneaux sont désignés par leurs numéros d'ordre. Chaque anneau, excepté le premier, porte un stigmate. Celui du troisième anneau est très petit et reste imperforé. Le 11<sup>e</sup> anneau porte les gros stigmates terminaux (non visibles sur le dessin).

anneau un court diverticule rectiligne qui va s'insérer sur la chitine au niveau d'une *tache stigmatiforme*. Ce sont bien là, en effet, de *faux stigmates* latéraux qui restent imperforés pendant la durée de la vie larvaire.

Ces faux stigmates existent sur les côtés de tous les anneaux excepté du premier, qui n'en porte pas. Celui du troisième anneau est très petit. Le stigmate du onzième ou dernier anneau est terminal et perforé, il forme l'entrée de la grosse trachée latérale.

b. Du côté interne, les trachées principales envoient une très grosse branche secondaire qui va se distribuer à l'intestin pos-

(1) Cette disposition varie dans les différents genres.

térieur, mais surtout aux tubes de Malpighi, qui entourent cet organe.

D'autres branches beaucoup moins importantes se distribuent aux différentes zones du tube digestif.

*Mode de terminaison des grosses trachées latérales.*

En arrière, elles se terminent comme nous l'avons vu aux grands stigmates postérieurs, nous reviendrons dans un instant sur la disposition anatomique détaillée de cette région.

En avant, les troncs longitudinaux se comportent de la manière suivante :

Au niveau du premier anneau qui est beaucoup plus long que les autres et présente une forme conique, les troncs principaux après s'être envoyé une anastomose transversale se subdivisent.

Chaque tronc donne ainsi naissance à deux gros troncs longitudinaux parallèles et situés dans un même plan vertical ; ils pénètrent dans la tête et se distribuent au système nerveux et surtout aux puissantes masses musculaires de la région.

Trois autres troncs plus grêles se détachent également de la trachée principale, près de la bifurcation précédente ; le plus gros plonge vers le ganglion sous-œsophagien ; les deux autres se distribuent à la paroi du corps.

*En résumé*, chez la larve métapneustique des Dytiscides, les deux grosses trachées longitudinales commencent aux stigmates terminaux ; elles se dirigent en avant en *s'élargissant* progressivement.

Au niveau du premier anneau, elles se subdivisent en plusieurs branches qui se distribuent à la tête.

Sur leur trajet, les deux gros troncs principaux envoient vers l'extérieur de courtes branches rectilignes qui se rendent aux *faux stigmates* ; vers l'intérieur différentes branches qui se distribuent aux organes voisins (muscles et tube digestif). Parmi ces branches, l'une d'elles présente un développement énorme, c'est celle qui se rend à l'intestin grêle et aux tubes de Malpighi.

*Appareil stigmatique postérieur.*

Il est très important pour nous de nous arrêter quelques instants sur cet appareil et de le décrire avec soin, car il présente une structure très remarquable, et c'est son étude qui nous donne la clé des phénomènes que nous aurons à envisager.

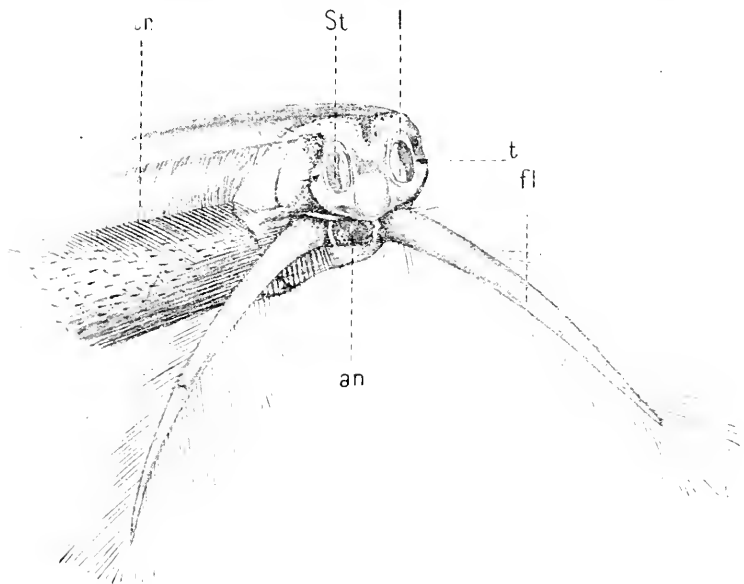


Fig. 23. — *Dytiscus marginalis* L. Région stigmatique de la larve représentée au moment où l'insecte respire tranquillement à la surface de l'eau.

*Fl, Fl* : flotteurs ou cerques ; *St* : stigmate largement ouvert ; *l* : appareil d'occlusion (lame mobile se déplaçant parallèlement à l'ouverture stigmatique) ; *t* : tubercule avec poils tactiles ; *an* : anus ; *tr* : grosse trachée longitudinale gauche.

1<sup>o</sup> *Larve de Dytique.* — Nous allons d'abord étudier l'appareil stigmatique postérieur chez la larve du Dytique.

Pour ce faire, la meilleure méthode consiste à maintenir quelque temps sous la surface de l'eau une larve qui a fait peu de temps auparavant un repas copieux. On la place ensuite dans un petit vase à parois verticales disposé sous l'objectif du microscope binoculaire. Dans ces conditions, l'insecte vient respirer avec avidité à la surface, et on peut examiner à loisir sa partie postérieure.

Voici comment elle est constituée (fig. 28). On aperçoit deux longs *flotteurs* fl, les *cerques*, sortes d'appendices chitineux coniques garnis sur leurs côtés de poils chitineux. La chitine qui constitue tout cet appareil ne se laisse pas mouiller par l'eau (1); lorsque la larve étale à la surface ces flotteurs, l'eau est déprimée à leur contact et leur résistance à l'enfoncement

est suffisant pour maintenir la larve et l'empêcher de couler au fond.

Au-dessus des flotteurs, se trouve l'extrémité postérieure du corps, celle-ci est constituée par une sorte de tronc de cône fermé par un diaphragme de chitine mince, gaufrée, hydrofuge et qui rappelle tout à fait la baudruche par son apparence.

A droite et à gauche s'ouvrent les deux grands orifices stigmatiques de forme elliptique qui sont percés dans ce diaphragme. Chacun

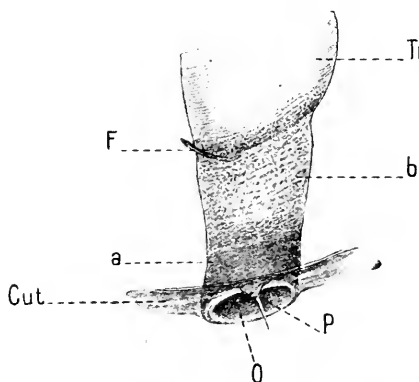


Fig. 29. — *Dytiscus marginellus* L. (Larve). Trachée et appareil stigmatique isolés.

*o* : ouverture du stigmate ; *P* : Poil sensitif ; *Cut* : Cuticule chitineuse faisant partie du revêtement général de la larve ; *a* et *b* : Première portion de la trachée formée d'une chitine mince, molle se plissant et se repliant facilement sur elle-même. Elle est revêtue à son intérieur d'un lacs de filaments chitineux formant un revêtement spongieux. *F* : Appareil de fermeture ; *Tr* : Véritable trachée à fil spiral.

d'eux est limité sur son pourtour par un ourlet de chitine plus ferme que celle de la région voisine ; à la partie supérieure du stigmate, le rebord de chitine s'accroît sous forme d'une petite lame tranchante (peu visible sur le dessin).

Sur le bord externe de chaque stigmate existe un petit tubercule noir *t* qui porte deux poids tactiles.

Quand on regarde de face le stigmate largement ouvert lors d'une respiration active, on voit, dans la profondeur, une sorte

(1) Le Dr BROCHER (1910) dans un travail tout récent donne une explication différente du phénomène. De nouvelles recherches me paraissent nécessaires pour que je puisse me faire une opinion ferme sur le bien fondé de sa théorie.

de cloison verticale, incomplète, de lame 1 qui s'insère sur le côté interne de la trachée et qui s'avance vers le côté externe. Chose curieuse, cette lame n'occupe pas une situation fixe, elle disparaît quelquefois comme si elle se perdait dans la paroi interne de la trachée ; à d'autres moments, elle s'avance au contraire, comme un rideau qui masque de plus en plus la lumière de la trachée en glissant en arrière de son orifice, et qui même peut l'obturer complètement. On remarque que les mouvements de ce rideau vertical sont soumis à un rythme qui est synchrone avec celui de la respiration ; il semble bien que la phase d'inspiration coïncide avec l'état de rétrécissement de la trachée.

Des stigmates, on voit partir les gros-

ses trachées longitudinales tr. qui se dirigent vers la partie antérieure de l'animal.

Voici à peu près tout ce que nous révèle l'examen extérieur de la larve. Nous allons maintenant utiliser la dissection et les coupes pour prendre une idée exacte de la conformation intérieure de cette région stigmatique.

Supposons qu'un explorateur de taille adaptée à celle de la trachée pénètre par l'ouverture du stigmate. Voici les différentes zones qu'il rencontrera en s'avancant le long de ce tube.

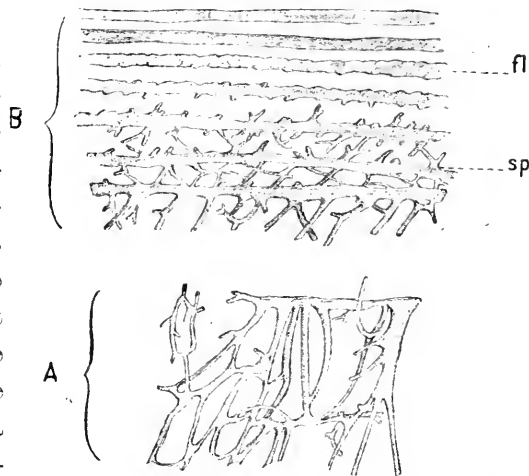


Fig. 30. — *Dytiscus marginalis* (Larve). Revêtement chitineux interne de la première portion de la trachée (entre l'ouverture stigmatique et l'appareil d'occlusion).

A : Un fragment du revêtement chitineux a été isolé par dissociation. On voit les filaments de chitine jaunâtre anastomosés et formant par leur réunion un tissu spongieux.

B : Les mêmes filaments en place dans la partie de la trachée correspondant à l'appareil de fermeture. On voit le passage graduel entre le tissu spongieux *sp* et le fil spiral *fl* caractéristique des trachées ordinaires.

D'abord une paroi formée d'une chitine jaunâtre, mince, se plissant, se chiffonnant facilement, pourrait-on dire (fig. 29).

En y regardant de près, il verra que la surface intérieure de ce conduit n'est pas lisse, mais est constitué par un lacs, une intrication de filaments jaunâtres anastomosés les uns avec les autres (fig. 30).

Dans cette zone, la paroi intérieure du tube trachéen est donc garnie d'une sorte de couche spongieuse dont les canaux sont d'une extrême finesse.

En continuant à s'avancer vers les parties profondes de la trachée, notre explorateur rencontrera une sorte de défilé. En ce point, en effet, la trachée est comprimée, rétrécie par un anneau chitineux très épais et très dur, c'est *l'appareil de fermeture* (fig. 29 F.) sur lequel nous allons revenir dans un instant.

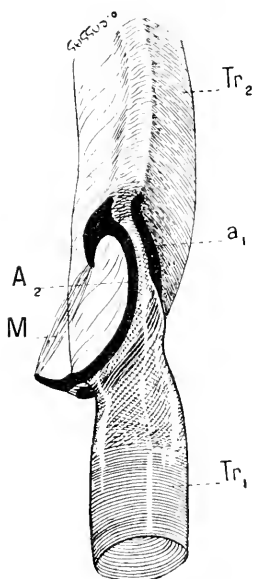
Dès qu'on a franchi ce défilé, la trachée s'élargit subitement, et, en même temps, la structure de la paroi change. Les filaments du tissu feutré s'ordonnent en lignes parallèles de plus en plus nettes, le tissu spongieux se raréfie et progressivement fait place au fil spiral caractéristique de toutes les trachées de calibre gros ou moyen du corps des insectes (fig. 30 fl.).

Fig. 31. — *Cybteteter laterali-marginalis* de Gër (Larve). Extrémité inférieure de la trachée principale droite.

$Tr_1$  : portion de la trachée partant du stigmate ;  $Tr_2$  : portion de la trachée située au-delà de l'appareil de fermeture ;  $a_1$  : arceau chitineux externe de l'appareil de fermeture ;  $A_2$  : arceau interne ;  $M$  : muscle produisant l'occlusion par sa contraction.

On voit donc que le tissu chitineux spongieux dont la présence à l'entrée des trachées est constante chez les insectes aquatiques, n'est qu'une modification du fil spiral caractéristique de toutes les trachées.

*Appareil de fermeture.* — Il nous faut maintenant revenir avec quelque détail sur l'appareil de fermeture.



Il a été décrit par KRANCHER (1881, p. 557 et fig. 24). Mais le texte et la figure qui l'accompagne sont bien peu clairs ; j'ai donc repris l'étude de cet appareil. J'aurai surtout en vue celui de la larve de *Cybisteter*, mais je me suis assuré que la disposition anatomique et le fonctionnement de cet organe sont les mêmes chez les différentes larves de Dytiscides ; elles ne diffèrent que par des détails insignifiants.

L'appareil d'occlusion a une structure très simple. Il est composé de deux arceaux chitineux très durs  $a_1$  et  $a_2$  (fig. 31) qui comprennent entre eux la trachée.

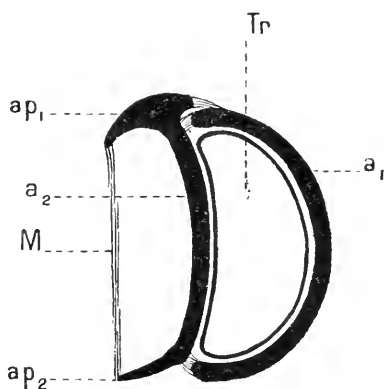


Fig. 32. — *Cybisteter* (Larve). Appareil d'occlusion de la trachée droite à l'état de repos (Schéma).  $Tr$  : trachée ;  $a_1$  : arceau chitineux externe ;  $a_2$  : arceau chitineux interne ;  $ap_1$ ,  $ap_2$  : apophyses antérieure et postérieure de l'arceau interne ;  $M$  : muscle d'occlusion relâché.

L'arceau  $a_1$  comprend à peu près une demi-circonférence, l'arceau  $a_2$ , un segment de circonférence bien plus restreint, mais à rayon beaucoup plus grand.

L'arceau  $a_2$  porte à ses extrémités deux *apophyses*  $ap_1$ ,  $ap_2$ , aux pointes desquelles s'attachent les extrémités d'un muscle  $M$ . (fig. 32).

Les deux arceaux sont indépendants en ce sens qu'une macération dans la potasse

caustique les livre toujours séparés l'un de l'autre, mais sur le vivant, ils sont réunis l'un à l'autre à leurs extrémités par des brides de tissu conjonctif élastique.

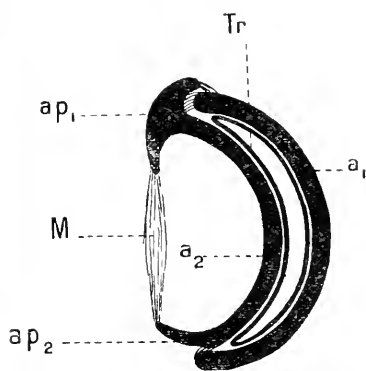


Fig. 33. — Même appareil d'occlusion en action. Le muscle  $M$  s'est contracté et la trachée a été écrasée entre les deux arceaux chitineux.

La simple inspection des figures ci-contre permet de se rendre compte du mode de fonctionnement de cet appareil. La fig. 32 représente l'appareil au repos. Le muscle M est relâché. En vertu de leur élasticité, les deux arceaux ont pris leur forme normale, leur *courbure est minima* et la trachée comprise entre eux est largement perméable. La figure 33 représente, au contraire, l'appareil en fonction. Le muscle M, s'étant raccourci, a tiré sur les deux apophyses et la courbure de l'arceau  $a_2$  s'est beaucoup accentuée ; l'arceau  $a_1$  tiré par l'intermédiaire des brides fibreuses a suivi. L'espace compris entre les deux arceaux va donc toujours en diminuant à mesure que le raccourcissement du muscle s'accroît. Pendant ce mouvement, la trachée se trouve comprimée, écrasée et finalement elle est obturée d'une manière complète.

Le mécanisme de fermeture rappelle étroitement celui qui est employé dans certains de nos appareils médicaux pour fermer un tube de caoutchouc par écrasement.

Je terminerai par les remarques suivantes :

a. Les deux arceaux constituant l'appareil d'occlusion ne sont évidemment qu'une modification très simple du fil spiral trachéen ; le fait est d'ailleurs admis par les auteurs qui ont étudié cet appareil chez d'autres insectes où l'adaptation est moins évidente qu'ici.

b. La zone de la trachée qui se trouve comprise entre les arceaux et qui subit l'écrasement a une structure spéciale. Elle est *mince* et ne possède pas de fil spiral, mais plutôt une *trame*, un *entrecroisement* de fils chitineux très fins ; cette texture lui donne une résistance beaucoup plus grande que celle des parties qui sont constituées par le fil spiral habituel. En somme dans le territoire de l'appareil d'occlusion, la trachée est plus facilement dépressible et offre plus de résistance à la déchirure.

c. Maintenant que nous connaissons l'appareil de fermeture, nous nous expliquons parfaitement le phénomène que nous avons observé dans la profondeur de la trachée à travers l'ouverture béante du stigmate.



Cette cloison mobile qui partait de la face interne de la trachée pour se diriger vers la face externe n'était autre chose que l'arceau  $a_2$ , qui repoussait devant lui la paroi correspondante de la trachée dont il s'était coiffé pour s'insinuer dans l'arceau  $a_1$ .

Nous connaissons maintenant suffisamment l'appareil stigmatique et ses annexes chez la larve du Dytique. Nous allons rapidement passer en revue le même appareil chez quelques autres larves de Dytiscides, et nous verrons que les différences que nous rencontrerons seront de peu d'importance; le plan général reste partout le même.

2° Larve d'*Hydaticus sulcatus*. L. L'appareil trachéen est construit sur le même plan que celui de la larve du Dytique (fig. 34).

L'extrémité postérieure de la larve présente deux flotteurs, mais ceux-ci ont des dimensions relatives plus faibles que dans le type précédent et ils ne sont pas garnis de poils chitineux sur les côtés.

Les stigmates s'ouvrent à l'extrémité postérieure du dernier anneau. Les trachées qui en partent présentent la disposition précédemment décrite. On distingue parfaitement par transparence la *prétrachée*  $Tr_1$  dont les parois sont garnies de tissu chitineux feutré; elle se présente sur le vivant comme un petit segment de cylindre transparent. En s'avancant vers la partie antérieure de la larve, on trouve alors la *vraie trachée*  $Tr_2$ , reconnaissable immédiatement à sa teinte foncée et au fil spiral très accentué.

Entre les deux se voit l'*appareil de fermeture*  $F$  qui se présente comme un trait noir très accentué. A la partie interne de la trachée se voient bien les apophyses chitineuses sur

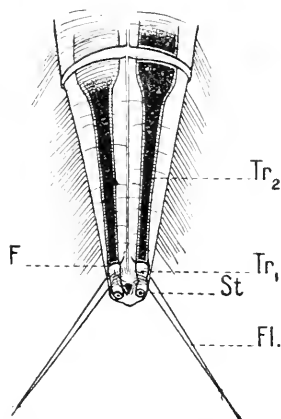


Fig. 34. — *Hydaticus sulcatus* L. Dernier anneau de la larve.

$St$  : stigmate;  $Tr_1$  : prétrachée;  $Tr_2$  : trachée à fil spiral;  $F$  : appareil d'occlusion de la trachée;  $Fl$  : flotteur.

lesquelles s'attachent les tendons du *muscle d'occlusion*...

### 3<sup>o</sup> Larve de *Cybsteter laterali-marginalis* de G  r.

Ici encore, nous trouvons les diff  rents segments pr  c  demment d  crits ; ils sont admirablement visibles par transparence chez les jeunes larves (fig. 35).

Au stigmate (St) fait suite la *pr  trach  e* (Tr<sub>1</sub>) qui a une longueur relative plus consid  rable que dans les types pr  c  dents.

L'*appareil d'occlusion* (P) est typique, il a   t   d  crit pr  c  demment.

La vraie trach  e    fil spiral Tr<sub>2</sub> ne s'  largit pas aussi rapidement que dans les types pr  c  dents ; elle conserve sensiblement le m  me calibre dans les deux anneaux post  rieurs de la larve. Ce fait tient, je crois,    la forme m  me de ces anneaux qui sont    peu pr  s cylindriques.

A la jonction du dernier et de l'avant-dernier anneau, on distingue parfaitement l'*anastomose transversale* (An) qui r  unit les deux trach  es longitudinales.

Enfin,    la jonction des deux anneaux pr  c  dents, on voit se d  tacher de la trach  e longitudi-

Fig. 35. — *Cybsteter laterali-marginalis* de G  r. Les 3 anneaux post  rieurs de la larve.

St : stigmate ; Tr<sub>1</sub> : pr  trach  e ; Tr<sub>2</sub> : trach  e    fil spiral ; An : anastomose r  unissant les deux trach  es longitudinales ; Tr i. : grosse ramification trach  enne se rendant au tube digestif ; P : appareil de fermeture.

nale une grosse trach  e secondaire qui a    peu pr  s le m  me calibre que la trach  e principale ; c'est la *trach  e intestinale* (Tr i) qui se rend, comme nous l'avons vu, au tube digestif et aux tubes de Malpighi.

On remarquera que la portion initiale de cette trach  e intestinale donne naissance    une trach  e d'un calibre beaucoup plus faible ; une nouvelle anastomose transversale unit ces deux rameaux.

On remarquera enfin que la larve du *Cybsteter* ne possède pas trace des appendices chitineux si développés chez la larve du Dytique et chez celle de l'*Hydaticus* et que nous avons décrits comme flotteurs, ou cerques. Cette absence tient au genre de vie de la larve du *Cybsteter* qui habite sur le bord des étangs, ou dans des pièces d'eau de faible profondeur, le plus souvent au milieu des herbes aquatiques; d'autres fois, elle reste étendue sur la vase recouverte seulement par un ou deux centimètres d'eau.

Dans ces conditions, la larve est toujours supportée par un corps résistant et elle prend une position qui lui permet de maintenir ses stigmates à une petite distance au-dessus de la surface de l'eau (1). Son absence de flotteurs la rend absolument incapable de se maintenir longtemps à la surface d'une eau profonde sur laquelle rien ne flotte; dans ces conditions, elle se maintient quelque temps à la surface en nageant au moyen de ses pattes et des deux anneaux postérieurs

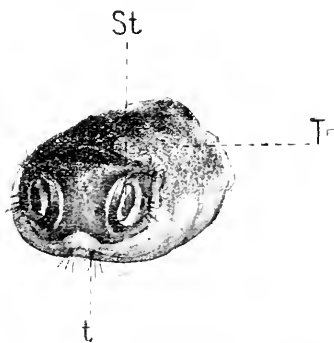


Fig. 36. — *Cybsteter laterali-marginalis* de Géer. Extrémité postérieure de la larve.

St : ouverture stigmatique entourée d'un mince rebord chitineux denté et garni de poils tactiles fins; t : tubercule avec poils tactiles; Tr : début de la grosse trachée longitudinale gauche vue par transparence.

qui possèdent une articulation très mobile sur le troisième anneau et qui se meuvent dans un plan sagittal. (Comme on le voit sur la figure 35, ces deux anneaux sont garnis sur leurs parties latérales de poils chitineux qui augmentent singulièrement l'efficacité du mouvement précédemment décrit.) Mais la larve ne peut soutenir longtemps ces efforts de natation; fatiguée, elle coule bientôt au fond où elle se noie.

*En résumé*, on voit, comme je l'avais annoncé, que toutes les larves des Dytiscides étudiées possèdent des appareils respira-

(1) Cette situation est bien indiquée dans la figure 9 qui est la reproduction d'une photographie faite d'après nature.

toires construits sur le même modèle. Chez toutes, en particulier, on retrouve la même disposition de l'appareil stigmatique : Ouverture stigmatique creusée dans un mince diaphragme de chitine hydrofuge ; prétrachée dont la paroi interne est formée de filaments chitineux feutrés ; appareil d'occlusion qui partout est un appareil de compression, d'étranglement, pourrait-on dire, qui est ouvert à l'état de repos en vertu de la simple élasticité de ses parties, et qui se ferme par la constriction d'un muscle spécial ; enfin, large trachée à section elliptique succédant à la trachée à section circulaire et à calibre plus faible qui part du stigmate.

#### Étude expérimentale du rôle de l'appareil stigmatique, de la prétrachée et de l'appareil d'occlusion.

*Expérience 1.* — Une larve de Dytique est très occupée à manger une proie. Les stigmates soutenus à fleur d'eau par ses flotteurs sont largement ouverts. Stigmates et flotteurs étant formés de chitine *hydrofuge*, la surface de l'eau est légèrement déprimée à leur contact. Approchons des orifices stigmatiques un pinceau en contact avec l'eau et efforçons-nous de couvrir d'eau, de *noyer* ces orifices. Au contact de la lame liquide qui arrive sur le stigmate, nous voyons la chitine mince qui le forme se déprimer, le volume de la prétrachée diminue donc ; il en résulte qu'elle expulse une partie de son contenu gazeux, et nous voyons en effet, une bulle d'air se présenter à l'orifice du stigmate et rester adhérente à ses bords. Si la compression du prestigmate est trop forte, la bulle s'échappe dans l'eau et vient crever à la surface, mais elle est aussitôt remplacée par un autre qui adhère à l'orifice.

Il arrive d'ailleurs assez souvent qu'une larve en se déplaçant plonge dans l'eau ses stigmates ouverts. On les voit alors garnis chacun d'une bulle d'air. Dès que les stigmates reviennent à la surface, leur *membrane hydrofuge* apparaît instantanément *sèche* et l'insecte reprend sa respiration normale.

Ainsi, voici un premier point établi : une larve de Dytique peut plonger dans l'eau ses stigmates ouverts sans qu'une seule goutte de liquide pénètre dans ses trachées.

Ce fait tient d'abord à la constitution physique du stigmate formé d'une chitine hydrofuge qui ne se laisse nullement mouiller par l'eau, et ensuite à la présence d'air dans la prétrachée qui, dans ce tube capillaire, joue le rôle d'un *obturateur gazeux*. Cette fermeture gazeuse s'oppose avec autant d'efficacité à la pénétration du liquide qu'une fermeture liquide s'oppose à la pénétration ou à l'échappement d'une masse gazeuse. Il est évident d'ailleurs que le mécanisme intime est identique dans les deux cas.

Cependant une objection se présente à notre esprit. Le mécanisme précédemment indiqué ne va-t-il pas se trouver en défaut si l'envahissement du stigmate par l'eau se produit pendant une *phase d'inspiration*. Dans ce cas, aucune bulle d'air ne viendra se présenter à l'orifice stigmatique, et l'eau aspirée ne va-t-elle pas franchir la barrière de chitine hydrofuge pour pénétrer dans la prétrachée.

À l'état normal, les mouvements d'inspiration et d'expiration sont difficiles à saisir car ils sont peu accentués ; ils ne se révèlent guère à nous que par les mouvements déjà décrits de l'appareil d'occlusion. Mais nous pouvons les accentuer dans de grandes proportions par le procédé suivant.

*Expérience 2.* — Une larve de Dytique vient de faire un repas très copieux composé de jaune d'œuf. On la met dans un vase dont les parois verticales ne présentent aucune aspérité. Alourdie par son repas excessif, la larve ne peut plus se maintenir à la surface de l'eau ; ses flotteurs sont devenus insuffisants. Elle tombe bientôt sur le front. On l'y laisse quelques instants, puis on la retire et on la dispose sur le front d'un vase plat contenant une quantité d'eau assez faible pour que ses stigmates émergent facilement.

On voit alors la larve faire des mouvements respiratoires énergiques auxquels toute la surface du corps paraît participer. Par

transparence, on voit très nettement les gros troncs trachéens longitudinaux se dilater et se resserrer. Ces violents mouvements respiratoires se renouvellent environ seize fois par minute.

Pendant que la larve respire avec cette intensité, déposons une goutte d'eau sur ses orifices stigmatiques. Nous verrons qu'*instantanément* les phénomènes mécaniques de la respiration si accentués sont suspendus. Il y a là un réflexe d'arrêt des plus remarquables.

Le contact de l'eau avec la région stigmatique et en particulier avec les poils tactiles produit à coup sûr l'arrêt subit des mouvements respiratoires même lorsque l'insecte est dans un état de dyspnée intense.

Le phénomène est absolument comparable à celui qu'on observe chez un vertébré dont on imprègne d'eau les narines. L'expérience réussit parfaitement, on le sait avec des animaux terrestres comme le Lapin, même après trachéotomisation. On obtient une suspension de la respiration d'une durée encore plus considérable lorsqu'on s'adresse à des animaux aquatiques comme le Canard.

On sait que, dans tous ces cas, les voies centripètes du réflexe sont constituées par des fibres du Nerf trijumeau.

Il existe sans doute chez nos larves des terminaisons nerveuses très impressionnables par le contact de l'eau et qui jouent un rôle analogue aux terminaisons du trijumeau dans la muqueuse nasale des vertébrés.

L'assimilation avec les mammifères aquatiques peut d'ailleurs être poussée plus loin, ainsi que les expériences suivantes vont nous le montrer :

*Expérience 3.* — Considérons encore une larve de Dytique dont les stigmates sont ouverts à fleur d'eau. Si, au lieu de faire arriver sur les orifices une goutte d'eau, nous les excitions mécaniquement avec un corps solide : poils de pinceau, tige de graminée etc., nous voyons les orifices se froncer, puis disparaître, la chitine hydrofuge elle-même cesse d'être apparente à l'extérieur.

La fermeture des orifices stigmatiques rappelle un peu celle des orifices garnis de sphincters, et on sait que tel est le cas pour les narines des mammifères aquatiques. Cependant ici, le mécanisme est plus compliqué. Il peut être schématisé bien que d'une manière imparfaite par les dessins ci-contre.

La figure 37 représente la région stigmatique épanouie ; les stigmates sont largement ouverts à la surface de l'eau entourés de leur bordure de chitine hydrofuge (C. hy.).

La figure 38 représente la même région à la suite de l'excitation ; les stigmates se sont plissés, l'ouverture s'est rétrécie, effacée (beaucoup plus que cela n'est représenté) et, en même temps, la région stigmatique s'est invaginée à

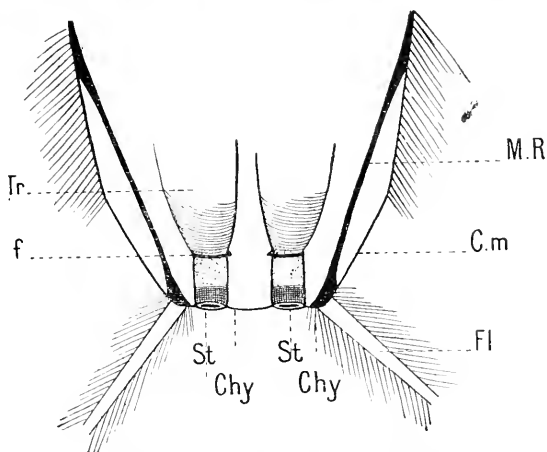


Fig. 37. — Schéma destiné à montrer le mode de fermeture de l'appareil stigmatique de la larve de *Dytiscus marginalis*. La partie postérieure de la larve est épanouie, les stigmates sont largement ouverts au milieu du diaphragme de chitine hydrofuge.

St, St : stigmates ouverts ; f : appareil de fermeture ; Tr : trachée longitudinale à fil spiral ; Chy : chitine hydrofuge ; C. m. : chitine ordinaire (mouillable) de la paroi du corps ; M. R. : muscle rétracteur ; Fl : flotteur.

l'intérieur du corps, par suite de la contraction de muscles rétracteurs M. R.

Par suite de cette modification, la chitine hydrofuge n'est plus en contact avec le milieu extérieur. C'est là le point essentiel sur lequel je désire appeler l'attention. La partie postérieure de la larve est maintenant limitée entièrement par la chitine « mouillable » semblable à celle qui constitue l'ensemble des téguments.

La fermeture de l'appareil respiratoire de la larve est maintenant tout à fait comparable à celle de l'appareil respiratoire

d'un vertébré aquatique : occlusion gazeuse doublée d'une occlusion par sphincter.

Ce mode de fermeture par rétraction de l'appareil stigmatique est général chez les larves de Dytiscides. Il est très facile à observer chez les jeunes larves de *Cybisteter* dont le dernier anneau est transparent. On voit parfaitement chez elle le déplacement de l'appareil d'occlusion à l'intérieur du fourreau chitineux rigide du dernier anneau, déplacement qui matérialise

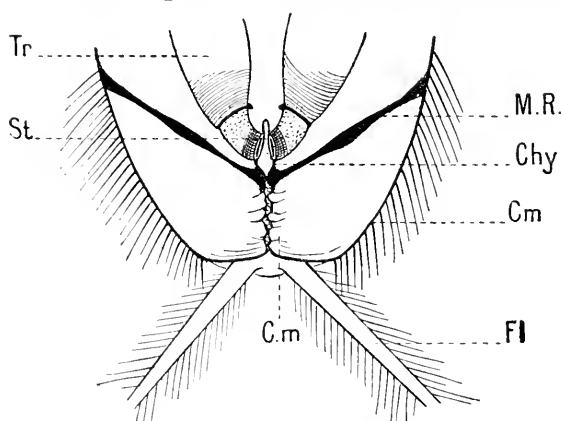


Fig. 38. — Contre partie de la figure schématique précédente. Les muscles rétracteurs se sont contractés invaginant la partie postérieure de la larve, attirant à l'intérieur la chitine hydrofuge qui n'est plus en rapport avec le milieu extérieur. La région terminale de la larve est constituée uniquement par de la chitine « mouillable ». Mêmes lettres que dans la figure 34.

clairement la rétraction des parties molles hydrofuges à l'intérieur du corps.

Nous allons maintenant décrire quelques expériences qui mettront bien en évidence un des avantages du mécanisme que nous venons d'exposer.

*Expérience 4.* — Une jeune larve de *Dytiscus marginalis* dont les téguments sont transparents est soumise dans l'eau à un vide progressif au moyen d'une trompe à eau.

Vers 26 centimètres de pression, des bulles commencent à s'échapper des stigmates. Elles s'échappent par intervalles, au moment où la larve approche ses stigmates de la surface ; dans d'autres moments, aucune bulle ne s'échappe ; il est à présumer qu'alors l'appareil d'occlusion est fermé.

Quand la pression est descendue à 5 millimètres de mercure, on laisse brusquement et d'un seul coup remonter la pression à la normale. La larve reçoit un choc violent ; elle est un ins-



tant sidérée, mais elle se remet rapidement et ne paraît nullement malade. L'examen des trachées au microscope binoculaire montre qu'elles ont conservé leur aspect nacré ; il semble donc bien qu'aucune goutte de liquide n'ait pénétré à leur intérieur.

On recommence la même expérience sur la même larve. Les résultats sont les mêmes. Mais cette fois, le dégagement des bulles gazeuses par les stigmates postérieurs commence déjà à la pression plus forte de 160 millimètres de mercure. Il est à présumer que les muscles de l'appareil d'occlusion sont fatigués.

La même expérience est recommencée à plusieurs reprises sur des larves de *Dyticus*, *Hydaticus*, *Cybisteter*, mais cette fois en mélangeant à l'eau du carmin pulvérisé d'une manière très fine.

Les résultats sont invariablement les mêmes ; l'examen sur le vivant ou sur la larve disséquée (trachées isolées) permet d'affirmer que jamais une seule goutte d'eau ne franchit l'orifice stigmatique.

L'explication de ce fait est évidente quand on connaît la disposition de l'appareil stigmatique. Au moment de l'augmentation brusque de la pression, l'eau tend à pénétrer par l'orifice stigmatique et à envahir la prétrachée, mais, dans ce mouvement, l'eau refoule devant elle le diaphragme de chitine hydrofuge si facilement dépressible et la fermeture étanche s'établit d'elle-même et *automatiquement*. Elle est même d'autant plus énergique que la hausse de pression est plus forte ; nous en donnons une preuve plus tard quand nous étudierons l'action de la pression sur les insectes aquatiques.

Afin d'établir le bien-fondé de notre explication, nous allons faire l'expérience suivante.

*Expérience 5.* — Prenons une larve de *Dyticus* et d'un coup de ciseaux, amputons l'extrémité postérieure du corps pendant qu'elle est immergée.

Nous constatons d'abord un fait inattendu, c'est que, malgré

L'absence de l'appareil stigmatique, l'eau n'envahit pas le système trachéen. Les deux trachées longitudinales sectionnées se sont en effet rétractées à l'intérieur du corps ; en même temps, leurs bords se sont accolés étroitement en raison de la forme elliptique de leur section et il s'est formé par ce mécanisme une occlusion étanche des deux gros tubes trachéens.

Sur l'insecte ainsi mutilé, nous faisons le vide. A mesure que l'air contenu dans l'appareil respiratoire se dilate, nous voyons les deux grosses trachées sortir, à la partie postérieure du corps et dépasser d'une quantité appréciable l'enveloppe de chitine.

Bientôt des bulles d'air s'échappent par l'extrémité sectionnée des trachées. On continue à faire le vide jusqu'à ce que la pression soit tombée à 10 millimètres de mercure ; on la laisse alors brusquement remonter à la normale. Cette fois, l'examen microscopique montre que l'eau a envahi les trachées ; elles ont perdu leur aspect brillant, satiné ; si l'eau contenait des grains de carmin, ceux-ci se sont introduits avec l'eau à l'intérieur des trachées.

Cette expérience met bien en évidence un des rôles de l'appareil stigmatique ; nous allons voir qu'il en a d'autres.

Nous avons vu précédemment qu'un des mécanismes qui empêchaient la pénétration de l'eau par le stigmate *ouvert* était la présence, autour de l'orifice, de chitine hydrofuge.

Si cette explication est bonne, l'application sur le stigmate *ouvert* d'un liquide capable de mouiller la chitine hydrofuge doit avoir comme conséquence l'envahissement de la prétrachée par ce liquide.

L'expérience réussit, en effet, il suffit de déposer une goutte d'huile colorée par l'alcanine sur les stigmates *ouverts* d'une larve de Dytiscide pour voir aussitôt ceux-ci et la prétrachée envahis à coup sûr.

C'est le phénomène bien connu dont nous nous sommes déjà servis pour décider de la perméabilité de certains stigmates.

Si l'huile doit son pouvoir de pénétration à sa qualité de

mouiller la chitine qui entoure le stigmate, ce même pouvoir doit appartenir à d'autres liquides : eau de savon, éther, pétrole, etc., etc...

L'expérience prouve bien qu'il en est ainsi, et on peut s'assurer que les liquides précédents pénètrent par les stigmates ouverts. S'ils ont été convenablement colorés, on peut suivre leur trajet à l'intérieur du système trachéen.

Ainsi, c'est bien une simple loi de capillarité qui s'oppose ou permet la pénétration du liquide dans le système trachéen suivant la nature du liquide choisi.

Mais il est un autre fait qui doit maintenant attirer notre attention. Lorsqu'on enduit d'un corps gras les stigmates d'un insecte terrestre (chenille, coléoptère, etc.), on voit celui-ci perdre en quelques minutes tout mouvement ; il reste complètement inerte, en état de mort apparente.

Si, au contraire, le liquide introduit dans le système trachéen est de l'eau savonneuse, celle-ci est peu à peu résorbée dans les tissus et l'insecte revient à la vie, ses trachées étant redevenues perméables à l'air.

Ainsi le contact de *tous* les stigmates d'un insecte aérien avec une graisse liquide ou un liquide de propriétés physiques analogues (huile de pétrole) suffit pour amener sa mort d'une manière certaine. Mais, remarquons-le, dans la nature, l'occasion d'un tel accident doit être d'une extrême rareté.

Au contraire, comme nous l'avons fait remarquer, l'insecte aquatique dont les stigmates sont en contact avec la surface de l'eau pendant la plus grande partie de son existence est très exposé à l'accident que nous venons de signaler, les substances grasses en vertu de leurs propriétés physiques restant localisées à la surface de l'eau. Il était donc à présumer que les insectes aquatiques devaient avoir subi une adaptation qui devait leur permettre de lutter contre cette cause de destruction.

Nous avons déjà étudié un de ces mécanismes : la fermeture de tous les stigmates et la production de branchies.

Mais nous devons nous demander si les insectes aquatiques pourvus de stigmates ouverts ne possèdent pas, eux aussi, un mécanisme leur permettant de lutter efficacement, tout au moins dans de certaines limites contre l'envahissement de leur système trachéen par les substances grasses.

L'expérience va répondre à cette question.

*Expérience 6.* — Une larve de Dytique occupée à dévorer une proie présente ses stigmates ouverts à la surface de l'eau. Nous déposons à leur entrée une goutte d'huile. Celle-ci est aussitôt absorbée, elle pénètre dans les trachées par capillarité. On voit alors la larve qui, sans lâcher sa proie, fait de violents efforts pour expulser l'huile qui emplit et obture ses prétrachées. La membrane hydrofuge bombe à l'extérieur, puis se creuse l'instant d'après, indiquant de violents efforts d'expiration et d'inspiration qui ne parviennent pas à aboutir.

Après quelques instants de repos, les phénomènes précédents reprennent avec plus d'intensité. La larve est prise d'une véritable « toux trachéenne », mais ces efforts n'aboutissent pas à l'expulsion de l'huile.

Bientôt, la larve de Dytique quitte sa proie ; elle semble très mal à son aise ; elle se recourbe et passe rapidement son extrémité postérieure entre ses crochets comme si elle cherchait à se débarrasser d'un corps étranger.

Elle entre en fureur et frappe à plusieurs reprises de ses crochets la proie qu'elle vient d'abandonner. Nous voyons alors se produire les vomissements aphyxiques qui ont été décrits à propos des phénomènes digestifs.

La larve semble très malade. On la met dans une petite quantité d'eau propre de telle manière qu'elle puisse facilement amener ses stigmates à la surface de l'eau.

Peu à peu, les phénomènes précédents s'amendent sans que la moindre trace d'huile soit expulsée au-dehors ; on a l'impression que ses trachées redeviennent peu à peu perméables. Le lendemain et les jours suivants, la larve est en parfaite santé et mange de nouvelles proies avec avidité.

Ainsi, voici un fait acquis et que j'ai vérifié bien des fois : une larve aquatique à système trachéen métapneustique a ses deux stigmates complètement obturés par de l'huile. Elle présente des phénomènes de dyspnée très accentués, mais, contrairement aux insectes aériens, elle ne présente pas de phénomènes paralytiques, elle ne meurt pas, mais se remet complètement et rapidement.

L'expérience précédente ne nous apprend presque rien sur le mécanisme par lequel l'insecte parvient à rétablir la perméabilité de ses trachées ; c'est ce point important qu'il nous faut élucider maintenant.

*Expérience 7.* — Une goutte d'huile d'olive dans laquelle on a broyé du carmin est déposée sur les stigmates ouverts d'une larve de *Cybsteter*. On a la preuve que le liquide a pénétré dans ce fait que les parois internes de la prétrachée sont teintées de rouge. La larve ne paraît pas d'ailleurs s'en inquiéter beaucoup ; elle se contente de soulever l'extrémité postérieure de son corps très au-dessus de la surface de l'eau, moyen de défense, très fréquemment employé par ces larves, lorsqu'elles ont constaté la présence d'un corps gras à la surface de l'eau ; et moyen évidemment très efficace pour éviter une nouvelle contamination.

Une nouvelle goutte d'huile au carmin est déposée sur les stigmates ouverts. Cette fois, la larve réagit vivement ; elle secoue violemment la partie postérieure de son corps comme si elle espérait par ce moyen se débarrasser de l'huile qui adhère à sa région stigmatique. Au bout d'un instant, elle se couche sur le flanc droit. On voit alors avec une netteté parfaite à travers les téguments transparents un long index d'huile rouge qui a pénétré dans le tronc trachéen gauche ; il est animé d'un mouvement de va et vient sous l'influence des efforts d'inspiration et d'expiration.

Au bout de vingt minutes, l'index s'est éloigné du stigmate, a gagné une partie plus profonde de la trachée, et, par conséquent, nous le savons, une partie *beaucoup plus large*. On voit

nettement que l'huile rouge s'est localisée sur les bords inférieur et surtout supérieur de la trachée. Quant à la région centrale de la trachée, elle ne contient plus d'huile, la perméabilité du conduit est rétablie. On voit des bulles d'air sortir par les stigmates ; la larve recouvre peu à peu ses allures habituelles et se conserve en bonne santé.

Afin de pénétrer d'une manière plus intime le mécanisme par lequel se rétablit la perméabilité des trachées obturées, il nous faut recommencer l'expérience précédente, mais en sacrifiant l'animal de manière à pouvoir examiner au microscope sa région stigmatique et ses trachées. C'est ce que j'ai fait sur de nombreux exemplaires appartenant à des espèces variées ; je me contenterai de donner le résultat de ces recherches.

Si on sacrifie la larve après le dépôt sur ses stigmates ouverts, d'une *petite goutte* d'huile tenant en suspension des grains colorés (cinabre ou carmin), on trouve que l'huile est toute entière restée dans la prétrachée. Elle *s'est étalée sur les parois de ce tube capillaire*. On retrouve les grains colorés au milieu des mailles de la chitine feutrée. Beaucoup d'entre eux paraissent même, au bout d'un certain temps, englobés par des phagocytes.

Il est facile de concevoir le mécanisme par lequel l'huile s'étale sur les parois ; c'est encore par un phénomène de pure capillarité. Le manchon de chitine spongieuse qui entoure la lumière du tube joue, si on veut, le rôle d'une enveloppe de papier buvard qui absorbe le liquide et rétablit la perméabilité du conduit.

Ce mécanisme de défense est largement suffisant dans l'immense majorité des cas. Il explique que le dépôt, sur les stigmates d'une petite quantité d'huile, n'amène pas de troubles bien graves chez nos larves.

Examinons maintenant le second cas. Voici une larve qui a reçu sur les stigmates deux *grosses gouttes* d'huile à quelque temps d'intervalle. On la sacrifie au bout d'une demi-heure.

Le microscope nous montre d'abord que, comme précédem-

ment, les parois de sa prétrachée sont saturées d'huile rouge. Mais, cette fois, tout n'a pu être absorbé à ce niveau, le surplus a filé dans la partie profonde et large de la trachée. C'est là que nous le retrouvons. Et c'est maintenant aussi que nous allons comprendre l'utilité de la forme très particulière de la grosse trachée latérale de ces larves. Comme nous l'avons vu, cette grosse trachée n'est pas tubulaire, cylindrique ainsi que se présentent les trachées des insectes terrestres ; elle est au contraire aplatie, presque rubannée. Une section transversale de ce conduit donne une idée encore plus exacte de sa forme.

La figure 39 montre que la section présente en haut et en bas des prolongements a et b qui sont les coupes de deux *gouttières*. On comprend ce qui se passe quand un index de liquide obture l'entrée de la trachée. Les phénomènes d'inspiration le font pénétrer dans les parties plus profondes et plus larges, il chemine ainsi de proche en proche, occupant des parties de plus en plus larges.

Pendant cette progression, l'index de liquide va toujours en s'épuisant, car une partie reste par capillarité dans les *gouttières* beaucoup plus étroites que la partie centrale. Il arrive donc un moment où tout le liquide s'est localisé dans ces espaces capillaires supérieur et inférieur, et alors le milieu *m* de la trachée est redevenu perméable. Les phénomènes respiratoires peuvent s'accomplir de nouveau.

Il en va tout autrement pour les trachées des insectes terrestres. Ici, du stigmate part une grosse trachée qui, après avoir envoyé des anastomoses aux trachées analogues des stigmates voisins, se divise en trachées de plus en plus petites à la manière d'un tronc d'arbre qui donne des rameaux de section toujours plus faible à mesure qu'on s'éloigne de la base. Il en résulte que si la trachée stigmatique se remplit de liquide, celui-ci



Fig. 39. — Schéma d'une trachée de la larve de Dytiscide (coupe transversale).

en pénétrant plus profondément dans l'arbre respiratoire vient obturer *toutes* les trachées secondaires.

Pour comprendre la différence essentielle qui sépare le système trachéen de nos larves de celui des insectes ordinaires, on peut encore prendre la comparaison suivante. Le système trachéen des insectes ordinaires est assimilable à un entonnoir dont l'orifice évasé représenterait le stigmate et le tube la trachée. Celui des larves aquatiques est assimilable au même entonnoir *retourné*, le stigmate étant à l'extrémité du tube. Le liquide qui s'écoule par ce tube *s'étale* sur la partie évasée à laquelle il adhère par capillarité et la perméabilité de l'appareil se trouve rétablie.

Le mécanisme décrit n'est pas le seul dont la larve dispose pour lutter contre l'obstruction de son appareil stigmatique. J'ai vu parfois très nettement que l'huile colorée introduite dans les trachées longitudinales est expulsée au-dehors par les efforts expiratoires énergiques, les *accès de toux* que nous avons décrits. Mais ce phénomène est plus rare que celui que nous avons indiqué en premier lieu. On parvient également à *déboucher* les trachées d'une larve envahies par l'huile en soumettant cette larve à l'action du vide ; celui-ci agit comme la toux pour expulser l'huile au-dehors.

#### **Intoxication et infection des larves aquatiques par les stigmates.**

Il est évident qu'on peut utiliser la propriété qu'ont les liquides précédemment énumérés de pénétrer à travers les stigmates pour produire l'intoxication ou l'infection des différents insectes (aquatiques ou aériens).

Voici quelques expériences faites sur les larves de Dytiscides.

*Expérience 1.* — Une larve de *Cybisteter* occupée à dévorer une larve de Libellule reçoit sur son appareil stigmatique ouvert une goutte d'huile d'olive dans laquelle on a broyé de la poudre de Pyrèthre. On sait, d'après ce qui précède, qu'une



seule application d'huile pure faite dans ces conditions, n'entraîne jamais la mort de la larve. Celle-ci, en effet, ne présente aucune gêne respiratoire, elle se contente d'élever ses stigmates au-dessus de l'eau, afin de les préserver d'un nouveau contact avec le corps gras, mais elle continue tranquillement son repas.

Quelques heures après, on trouve la larve morte sur le fond du vase.

Des expériences analogues dans lesquelles on remplace la poudre de Pyrèthre par diverses essences donnent toujours le même résultat.

On connaît d'ailleurs l'application importante qui a été faite de cette pénétration des corps gras dans les trachées pour la destruction des larves aquatiques. Dans ce cas, la mort est surtout causée par un phénomène d'asphyxie, l'huile répandue à la surface de l'eau pénétrant dans l'appareil stigmatique à chaque incursion de la larve à la surface. La nature du corps gras (ou de l'hydrocarbure) employé n'est d'ailleurs pas indifférente, car on a remarqué, par exemple, que l'huile de pétrole amène une destruction plus rapide des larves que l'huile à brûler.

LAVERAN (1900) est le premier savant qui se soit livré à une étude attentive du phénomène, et il a bien vu que l'huile pénètre à l'intérieur des trachées et que la mort des larves n'est pas due à l'agglomération des soies des siphons comme on le croyait jusqu'alors.

Je ne traiterai pas ici d'une manière complète des modes de destruction employés contre les insectes nuisibles. Je ferai simplement remarquer que presque toutes les formules préconisées dans ce but renferment un des liquides auxquels nous avons reconnu la propriété de pénétrer par l'ouverture stigmatique (huiles diverses, vaseline, paraffine, benzine, savon, etc.). Ces substances peuvent être employées seules ou servir de véhicule à des substances toxiques (poudre de Pyrèthre, naphthaline, jus de tabac, etc.). Mais, quand on parcourt la liste de ces formules, on a l'impression qu'elles ont été élaborées d'une ma-

nière empirique et sans comprendre leur mode d'action, aussi sont-elles de valeur très inégale.

Dans un des plus récents traités d'entomologie agricole, celui de GUÉNAUX (1909), on lit (p. 448) : « Le savon est un insecticide de premier ordre ; il entre dans la plupart des émulsions ; on l'emploie encore avec diverses substances insecticides... « Le savon agit comme insecticide par ses sels alcalins, qui dissolvent le revêtement chitineux des Insectes. »

On voit d'après ces dernières lignes qu'un auteur très documenté sur la question est loin de comprendre le mode d'action du savon. Je ne connais d'ailleurs aucun ouvrage où la théorie des insecticides soit correctement exposée.

Les phénomènes d'*infection* par les stigmates paraissent avoir été encore moins étudiés que ceux d'intoxication. Me réservant de traiter plus tard ce sujet avec le développement qu'il mérite, je citerai ici seulement les expériences suivantes :

*Expérience 2.* — Un *Hydaticus sulcatus* (Imago) avait été tué par l'application d'huile à la partie postérieure de l'abdomen. Il était resté quelques jours dans un vase rempli d'eau où il avait subi un début de putréfaction.

On jette l'eau *sans laver le vase* ; on remplit d'eau propre et on y installe plusieurs larves du même coléoptère aquatique (*H. sulcatus*). Quelques heures après, l'une d'elles est morte ; on constate que ses tissus fourmillent de bactéries allongées.

Ainsi, en quelques heures, de l'eau contenant des traces de substance grasse et des bactéries adaptées aux tissus de l'espèce en question a produit chez une larve une infection mortelle.

La larve morte est broyée dans de l'eau contenant une petite quantité de savon.

On dépose une goutte de ce liquide sur la région stigmatique de deux larves d'*H. sulcatus* au moment où elles viennent respirer à la surface.

Douze heures après, les deux larves sont mortes. D'autres toutes semblables placées dans un vase sur la même table, mais

n'ayant pas été traitées par l'eau de savon sont restées en parfaite santé.

Deux autres expériences exécutées dans des conditions analogues donnent le même résultat.

Au cours d'excursions faites dans le but de me procurer les matériaux indispensables à mes recherches, j'ai eu l'occasion d'observer le fait suivant.

Une mare située au milieu du village de Velizy (non loin de Versailles) contenait au commencement de juin 1909 une prodigieuse quantité de larves d'*H. sulcatus*. Pendant que je faisais ma provision d'insectes, des laveuses s'installent sur le bord de cette mare et procèdent à leur travail en utilisant, bien entendu, du savon. Le surlendemain, j'eus l'occasion de repasser par le même endroit. Des milliers de larves d'*H. sulcatus* étaient mortes, étendues sur la vase; malgré des recherches répétées, il me fut impossible d'en prendre une seule vivante. Au contraire, un assez grand nombre d'insectes parfaits de la même espèce avaient résisté.

Les faits précédents incitent à se demander si, dans certains cas, l'addition de savon à l'eau de certaines mares pour la destruction des larves de Moustiques ne conviendrait pas mieux que l'addition d'huile de pétrole.

Nous le répétons, c'est une question qu'il était utile de poser, mais qui sort du cadre de notre étude actuelle.

#### *Action des graisses et de leurs solvants sur les stigmates FERMÉS.*

Dans toutes les expériences précédentes, j'ai eu bien soin d'indiquer que l'application des liquides employés était fait sur les stigmates *ouverts*. C'est là, en effet, un point essentiel; c'est ce que les expériences suivantes vont nous montrer.

*Expérience 1.* — Une larve d'*Hydaticus sulcatus* est saisie avec une pince. On constate au moyen du microscope binoculaire que les stigmates postérieurs sont fermés par le mécanisme qui a été analysé en détail précédemment, c'est-à-dire que la

prétrachée s'est enfoncée, que la chitine hydrofuge s'est plissée et invaginée ; elle n'est plus maintenant visible à l'extérieur du corps.

Il en est toujours ainsi quand une larve est inquiétée, saisie avec une pince, etc...

Nous plongeons les derniers anneaux de la larve tenue avec la pince dans de l'huile d'olive colorée intensément en rouge par l'alcanine.

Nous laissons l'insecte dans cette situation pendant quelques minutes, puis nous l'abandonnons dans un vase rempli d'eau propre. Au bout de quelques instants, il vient respirer normalement à la surface, et on peut constater que son système trachéen n'a été nullement envahi par l'huile colorée.

Pendant que la larve respire à la surface, nous faisons une application d'huile sur ses stigmates ouverts, et, cette fois, nous constatons une pénétration évidente de l'huile dans le système trachéen.

Plusieurs expériences semblables donnent le même résultat.

*Expérience 2.* — Une jeune larve de *Cydisteter* est saisie avec une pince et plongée dans un mélange d'huile colorée à l'alcanine et d'éther. On la laisse environ deux minutes dans le liquide. On dissèque la larve dans l'eau et on peut constater que l'ouverture stigmatique n'a été franchie par aucune goutte de liquide coloré.

Je dois cependant faire remarquer que dans le liquide oléo-éthéré le séjour de la larve ne doit pas être trop prolongé, sans quoi le liquide finit par pénétrer dans le système trachéen. Nous verrons plus tard l'explication de ce phénomène.

En somme, nous voyons que quand le stigmate est fermé par invagination de la chitine hydrofuge, le stigmate n'est plus envahi par les corps gras et leurs solvants.

C'est bien la *disparition de la chitine hydrofuge* qui abolit le pouvoir de pénétration des dits liquides ; il est facile de le prouver en opérant sur les insectes terrestres.

Chez ceux-ci, en effet, les stigmates sont constitués par une

fente, entourée d'un cercle de chitine hydrofuge (peritrème). Celui-ci est immuablement fixé à l'extérieur de l'animal, et ne peut jamais être rétracté à l'intérieur.

Chez ces insectes, l'application de corps gras ou de leurs solvants faite, même au moment où on excite l'animal, est *toujours* suivie de pénétration dans la trachée.

A la vérité, dans ce cas, le liquide ne dépasse pas l'appareil d'occlusion, mais il franchit toujours le stigmate, c'est la preuve que celui-ci ne possède pas de mode de fermeture capable de s'opposer à la pénétration des corps mouillant la chitine hydrofuge.

Dans toutes ces expériences, nous voyons de nouvelles preuves de l'exactitude du rôle purement physique que nous avons attribué à la membrane de chitine hydrofuge.

En résumé :

1<sup>o</sup> Les stigmates des insectes aquatiques se défendent contre la pénétration de l'eau ambiante par un phénomène physique (capillaire) doublé d'un phénomène physiologique (réflexe d'occlusion).

2<sup>o</sup> La pénétration des corps gras et de leurs solvants à travers le *stigmate ouvert* a pour cause le même phénomène capillaire. C'est là, pourrait-on dire, le revers de la médaille.

3<sup>o</sup> C'est encore par un phénomène capillaire (différence de calibre de deux tubes) que la larve rétablit dans la majorité des cas la perméabilité de sa trachée obturée par le liquide.

4<sup>o</sup> L'appareil stigmatique rétractile de la larve des Dytiscides lui permet de subir impunément la présence des corps gras et de leurs solvants. Dès que la chitine hydrofuge n'est plus en contact avec l'extérieur, la pénétration ne peut plus se faire.

Il en résulte un grand avantage pour la larve qui peut se déplacer avec ses stigmates fermés, les élever sensiblement au-dessus de la surface de l'eau en s'accrochant à quelque plante aquatique, et seulement alors, leur rendre leur perméabilité.

C'est là un mécanisme de défense remarquable souvent employé par ces larves, en particulier par celles des *Cybisteter*.

## II. — Larves des Hydrophilides.

Nous allons maintenant répéter sur les larves d'Hydrophilides les observations et expériences que nous avons faites sur les larves de Dytiscides.

Nous verrons que si l'anatomie de l'appareil respiratoire et les manœuvres de l'insecte pour se préserver contre l'introduction de liquides nocifs diffèrent dans les deux groupes, le résultat final est à peu près le même.

Nous étudierons surtout les larves de

*l'Hydrophilus piceus* L., de  
*l'Hydrocharis caraboides* L.  
et de *l'Hydrobius fuscipes* L.

A. Anatomie générale de l'appareil respiratoire de ces larves.

Le plan général de cet appareil reste le même que chez les larves de Dytiscides. Ici encore, nous avons toujours des *larves métapneustiques*.

Des gros stigmates postérieurs partent des trachées longitudinales qui *vont en s'élargissant* à mesure qu'on s'avance vers la partie antérieure de l'animal.

C'est ainsi que chez la larve du grand Hydrophile (fig. 40) (*H. piceus*), les trachées près des stigmates ont (1) un  $\frac{1}{2}$  mm. de largeur ; au milieu du corps, elles ont 2 mm.  $\frac{1}{2}$  ; puis

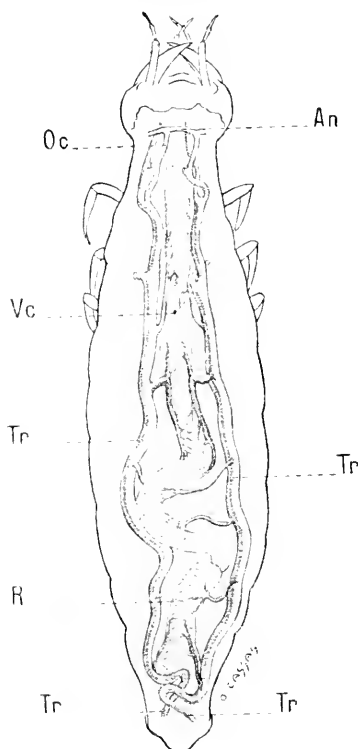


Fig. 40. — Larve ouverte d'*Hydrophilus piceus* L. montrant la disposition générale des appareils digestifs et respiratoire.

Oc : (Esophage) ; V. c. : intestin moyen (ventricule chylifique) ; R : rectum ; Tr : trachées longitudinales ; Tr<sub>1</sub> : parties postérieures rétrécies de ces trachées qui partent des stigmates ; An : anastomose antérieure des trachées longitudinales.

(1) Il s'agit ici d'une larve à demi-grosneur.

elles vont de nouveau en diminuant et au point où elles se bifurquent près de la tête, elles n'ont plus que 1 mm.

Les trachées conservent une forme cylindrique ou ovale; elles ont beaucoup moins de tendance à s'aplatir que chez les larves de Dytiscides.

Les deux gros troncs longitudinaux sont ici aussi réunis par des anastomoses transversales à la partie antérieure et à la partie postérieure du corps.

Il n'y a point de faux stigmates apparents sur les parois latérales du corps, et pas non plus naturellement de ramifications trachéennes qui se rendent à cette région des téguments comme on en voit chez les larves de Dytiscides.

*Appareil  
stigmatique  
postérieur.*

C'est ici que nous allons trouver une différence essentielle avec l'appareil homologue des larves de Dytiscides.

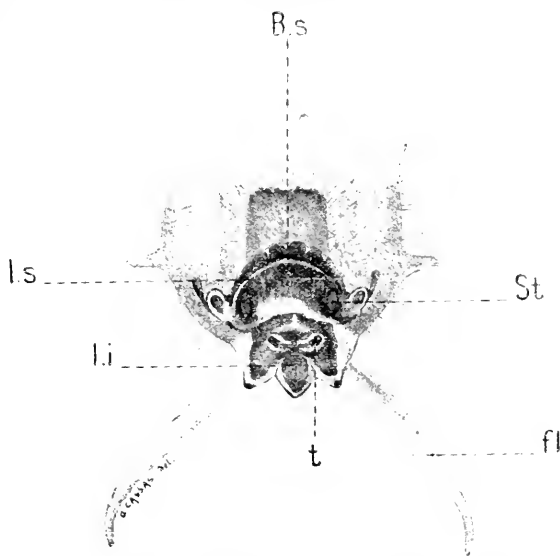


Fig. 41. — *Hydrocharis caraboides* L. Appareil stigmatique postérieur de la larve ouverte.

*l. s.* : mâchoire supérieure; *l. i.* : mâchoire inférieure écartée de la précédente et découvrant l'intérieur de l'atrium stigmatique *B. s.*; *St* : stigmate au fond et sur le côté de l'atrium; *t* : tubercule de la mâchoire inférieure; *Fl* : flotteur.

Si nous observons une larve d'*Hydrocharis*, nous voyons qu'au moment où elle arrive à la surface, la partie postérieure du corps s'ouvre suivant une fente transversale. On ne saurait mieux comparer ce fait qu'à une bouche d'abord fermée et dont les deux mâchoires : supérieure et inférieure se séparent l'une de l'autre.

La cavité de la bouche apparaît comme tapissée par un revêtement de chitine hydrofuge.

Enfin, de chaque côté, profondément situés et séparés l'un

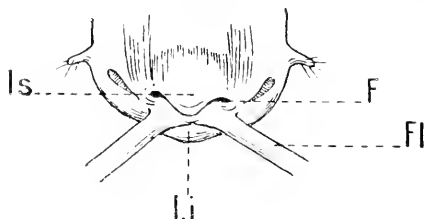


Fig. 42. — Même appareil que celui de la figure précédente, mais fermé. Les deux mâchoires (l. s.), (l. i.) se sont rapprochées et sont fermées hermétiquement l'une sur l'autre suivant la fente F.

de l'autre par une crête médiane, se trouvent les deux stigmates (fig. 41 St.).

La mâchoire inférieure (l. i) porte les deux appendices chitineux (fl) qui ici encore jouent le rôle de flotteurs ; mais ils sont proportionnellement moins développés que ceux des Dytiscides et non garnies de soies.

Chez les larves d'*Hydrocharis* et d'*Hydrobius*, la coupe de chitine hydrofuge située à la partie postérieure est largement suffisante pour maintenir l'animal à la surface de l'eau par un phénomène purement capillaire. Les trachées jouent également le rôle de flotteurs et on voit souvent, dans les petites mares, ces larves qui nagent sous la surface et très près d'elle en se servant de leurs pattes antérieures.

La grosse larve de l'*Hydrophilus piceus* paraît, au contraire, incapable (tout au moins quand elle

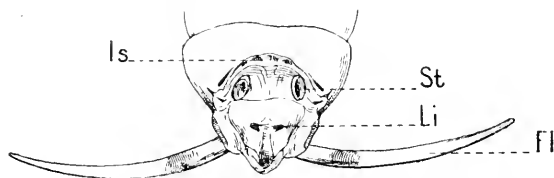


Fig. 43. — *Hydrophilus piceus* L. Appareil stigmatique postérieur ouvert, de la larve. Les deux lèvres ou mâchoires supérieure (l. s) et inférieure (l. i) sont écartées l'une de l'autre. — On remarquera les tubercules qui garnissent la partie interne de la mâchoire inférieure. St. : stigmates ; Fl : flotteurs ou cerques.

a acquis une certaine taille) de se maintenir à la surface de l'eau par capillarité, au moyen de la coupe de chitine hydrofuge. On ne prend d'ailleurs jamais cette larve que très près du bord des étangs, au milieu des herbes aquatiques. A terre, elle se déplace avec une très grande rapidité, et il



est à présumer qu'elle doit sortir de l'eau, surtout la nuit.

Dès que les larves d'Hydrophilides sont inquiétées, elles rapprochent l'une de l'autre les deux mâchoires de la partie postérieure ; la mâchoire inférieure est, chez toutes les espèces, garnie de tubercules de forme compliquée bien que de situation fixe ; ils correspondent à des dépressions qui existent aux points correspondants de la mâchoire supérieure. Quand elles sont appliquées l'une sur l'autre les deux mâchoires en-

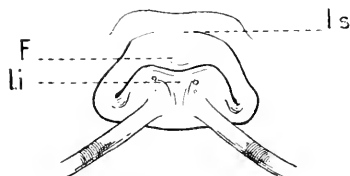


Fig. 44. — Même appareil que celui de la figure précédente, mais *fermé*. Les deux mâchoires : *l, s* ; *l, i*, se sont appliquées l'une sur l'autre amenant une fermeture hermétique de la coupe stigmatique. *F* : fente courbe suivant laquelle les deux lèvres se sont réunies.

grènent donc ensemble et réalisent une fermeture *absolument hermétique*. Remarquons qu'une fois la coupe fermée, la larve est limitée de toutes parts, et particulièrement en arrière, par un revêtement ininterrompu de chitine non hydrofuge.

#### *Fonctionnement de l'appareil stigmatique postérieur.*

Il sera facile à comprendre maintenant que nous connaissons celui des larves de Dytiscides. Je ne rapporterai pas le détail des très nombreuses expériences que j'ai faites sur le sujet, et je vais me contenter d'en donner le résultat.

1° *Mécanisme s'opposant à la pénétration de l'eau dans le système trachéen.*

C'est comme chez les larves de Dytiscides un phénomène purement capillaire : la présence de la coupe ouverte de chitine hydrofuge. L'eau n'arrive jamais au contact des stigmates qui sont au fond de la coupe. Si l'eau agitée vient à envahir la coupe, elle roule sur elle sans y adhérer, il y a inhibition brusque, instantanée, des phénomènes mécaniques de la respiration, et la coupe se ferme rapidement isolant les stigmates de l'eau environnante.

Ici, d'ailleurs, existe aussi un appareil de fermeture de la

trachée, analogue, semble-t-il, à celui des larves de Dytiscides, mais que je n'ai pas eu le loisir d'étudier en détail.

2<sup>e</sup> *Mécanisme de défense contre les corps gras et leurs solvants.*

Supposons qu'une larve du grand Hydrophile respire tranquillement à la surface de l'eau. Nous déposons une goutte d'huile tenant en suspension du noir de fumée au milieu de la coupe ouverte de chitine hydrofuge. Cette huile est immédiatement absorbée par les ouvertures stigmatiques. Cependant, la larve ne semble pas en éprouver de bien grand inconvénient ; elle continue à respirer normalement (environ 16 fois à la minute). Mais en regardant attentivement les ouvertures stigmatiques, on voit bientôt qu'elles ne se comportent pas toutes deux de la même manière

Le stigmate gauche, par exemple, est libre, ouvert, on a l'impression que l'air pénètre facilement par cette ouverture à chaque inspiration. Au contraire, le stigmate droit est rempli d'huile *incoloré*. A chaque expiration, on voit le diaphragme d'huile qui couvre ce stigmate *bomber* vers l'extérieur. Jamais, par contre, on ne le voit se creuser, même au moment de l'inspiration.

L'huile s'écoule donc peu à peu par le stigmate droit. Au bout d'une demi-heure environ, l'huile paraît avoir été complètement évacuée, car maintenant, à chaque expiration, on voit une *bulle d'air* qui vient crever à travers le diaphragme d'huile qui couvre le stigmate droit ; des gouttelettes d'huile sont projetées dans l'eau qui entoure le stigmate.

Voici, semble-t-il comment on peut reconstituer la série des phénomènes qui se sont accomplis. L'huile déposée dans l'atrium de chitine hydrofuge pénètre à la fois par les deux stigmates dans les deux grosses trachées longitudinales. Par l'anastomose transversale postérieure, l'huile de la trachée gauche passe toute entière dans la droite. Voici donc la trachée gauche dont la perméabilité est entièrement rétablie.

La larve aspire alors *uniquement par cette trachée gauche* ;

elle expire aussi par cette trachée, mais à chaque expiration (probablement par suite d'une demi-fermeture du stigmate gauche), l'huile contenue dans la trachée droite s'écoule à l'extérieur. Elle est ainsi peu à peu évacuée dans l'eau environnante sans pouvoir envahir le stigmate droit dont elle est séparée par une crête, comme nous l'avons vu.

Je vais prendre une comparaison dont l'exactitude aura peut-être de la peine à racheter la vulgarité. Les peuples sauvages qui ne connaissent pas le mouchoir et même certains individus qui n'appartiennent pas à l'aristocratie des peuples civilisés se libèrent de leurs mucosités nasales par un mécanisme identique à celui de notre larve. Je pense qu'il est inutile d'insister.

Il nous reste à expliquer une particularité que nous avons signalée en passant. Le liquide qui, à son entrée, contenait en suspension de nombreuses particules (noir de fumée) sort *limpide*. Il s'est en effet, débarrassé de ces granules à son passage dans la prétrachée où il a rencontré le revêtement de chitine poreuse sur lequel il s'est filtré ; on peut retrouver le noir de fumée au milieu des filaments de chitine auxquels il adhère (1).

Nous avons bien spécifié que les phénomènes précédemment décrits se manifestent lorsqu'on dépose dans l'atrium stigmatique une quantité modérée d'huile (une goutte ou deux au plus).

Dès qu'on renouvelle davantage le dépôt d'huile et surtout si on emploie de l'huile contenant une matière étrangère toxique (essence, ou même simplement alcanine), la larve manifeste de façons diverses la gêne que lui cause la présence du corps gras dans l'atrium stigmatique.

Dès que l'huile est en contact avec la chitine hydrofuge qui garnit l'atrium, on voit la larve fermer celui-ci et se livrer à une sorte de mastication qui aboutit à l'expulsion immédiate de la plus grande partie du liquide introduit. La larve recourbe aussi très souvent sa partie postérieure et frotte la région stig-

(1) J'ai observé d'ailleurs souvent le même fait chez les larves des Dytiscides.

matique contre les parois du vase ou contre les aspérités des corps étrangers qui se trouvent à sa portée (plantes aquatiques, etc.). Elle se débarrasse ainsi de l'huile qui adhère à la fente stigmatique qui se trouve à l'intersection des lèvres supérieure et inférieure.

Enfin, souvent la larve dont la région stigmatique a été imprégnée d'huile à maintes reprises essaye de se préserver d'un nouveau contact en élevant et maintenant au-dessus de la surface de l'eau sa région stigmatique, ainsi que nous l'avons vu faire aux larves des Dytiscides.

En tous cas, la résistance de toutes ces larves d'Hydrophilides à l'invasion des corps gras dans le système trachéen est des plus remarquables. Elle est encore beaucoup plus considérable que celle des larves de Dytiscides. Il est pratiquement impossible d'amener la mort d'une de ces larves en inondant d'huile à maintes reprises son appareil stigmatique.

Lorsque les larves sont placées dans l'eau de savon, elles se défendent d'une manière un peu différente contre l'envahissement de leur appareil respiratoire. On les voit expulser par les stigmates une file de bulles d'air qui forment en arrivant à la surface de petites bulles de savon. Ce flux de gaz qui peut persister pendant plusieurs minutes constitue un moyen de défense très énergique.

Cependant, si le séjour dans l'eau de savon dure trop longtemps, elles meurent d'infection au bout d'un jour ou deux.

Ici encore, quand l'Atrium stigmatique est fermé par rapprochement des deux mâchoires, des deux valves, la larve peut être impunément plongée dans l'huile ou les liquides analogues ; la chitine hydrofuge n'est plus en rapport avec le milieu extérieur, le phénomène capillaire qui conditionne la pénétration du corps gras ne peut plus se produire.

*En résumé :* 1° Les larves des Hydrophilides ont un appareil respiratoire caractérisé par la présence d'un appareil stigmatique construit sur un modèle très différent de celui des larves de Dytiscides.

Les stigmates ne font plus partie de la surface extérieure du corps ; ils s'ouvrent au fond d'une sorte d'*atrium* limité par deux valves, l'une supérieure, l'autre inférieure. Cet *atrium* est garni d'une chitine hydrofuge ; il doit être considéré comme une simple modification du diaphragme de chitine hydrofuge sur lequel sont placés les stigmates des larves des Dytiscides.

2<sup>o</sup> Le mécanisme qui s'oppose à l'entrée de l'eau dans le système trachéen est le même que celui qui existe chez les larves de Dytiscides. Il est dû à un phénomène purement capillaire.

3<sup>o</sup> La pénétration des corps gras et de leurs solvants est la contre-partie du même mécanisme.

La larve lutte contre cet inconvénient par divers moyens dont le plus fréquent et le plus original, consiste à faire passer tout le liquide absorbé dans une seule trachée (par l'anastomose transversale) et à le chasser par la pression de l'air établie ensuite à l'intérieur du système trachéen.

Ce mode de défense confère à la larve une résistance très grande contre ces agents de destruction. Du reste, dans la nature, on remarque que les larves d'*Hydrocharis* et d'*Hydrobius* vivent parfaitement dans des mares d'eau très polluée où les larves de Dytiscides ne sauraient subsister.

4<sup>o</sup> Les deux valves de l'*atrium* étant rapprochées, la fermeture de celui-ci est hermétique et les corps gras ne peuvent plus pénétrer dans le système trachéen.

### III. — Étude des Dytiscides à l'état d'imagines.

A. *Aperçu anatomique.* — Si nous enlevons les élytres et les ailes qui recouvrent d'un étui chitineux l'abdomen d'un *Dyticus* ou d'un *Hydaticus*, nous trouvons sur les côtés du corps une rangée de stigmates au nombre de huit chez l'*Hydaticus*. Ce sont des orifices irrégulièrement ovales enchâssés dans une bande de chitine souple, hydrofuge. Chacun d'eux est formé d'un péritrème typique limitant une ouverture garnie de

longs poils chitineux barbelés, formant un appareil filtrant très parfait à l'entrée du stigmate.

Ceux-ci ne sont point tous de la même taille (fig. 45). Le premier a une taille assez considérable, puis viennent cinq autres plus petits, enfin l'avant-dernier, et surtout le dernier dissimulé sous un repli ont une taille relativement considérable.

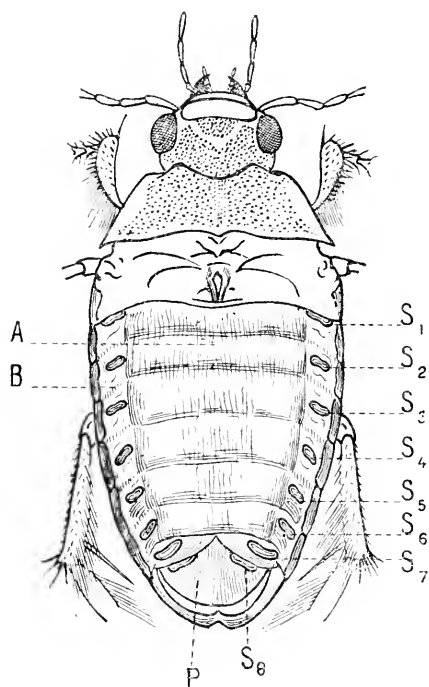


Fig. 45. — *Hydaticus sulcatus* L. Les élytres et les ailes ont été enlevées pour montrer la disposition des stigmata.

A : téguments de l'abdomen recouverts de poils clairsemés hydrofuges ; B : Bande de chitine molle dans laquelle sont encastrés les stigmata ; S1 à S8 : Stigmata ; P : Dessus du dernier anneau formant un plan inférieur à celui des anneaux précédents.

De ces stigmata partent des trachées munies à une certaine distance d'un appareil de fermeture. Mais, pour les gros stigmata, ces trachées se renflent en vésicules blanches qui, pour les deux derniers, atteignent un volume relativement énorme.

Le milieu de la partie supérieure de l'abdomen est formé d'une chitine recouverte de longs poils assez clairsemés et hydrofuges (fig. 45).

Les élytres doublées des ailes forment au-dessus

de cet abdomen un étui imperméable ouvert seulement à la partie postérieure du corps.

#### *B. Fonctionnement normal de l'appareil respiratoire.*

Plaçons notre insecte dans l'eau ; quand il veut respirer, il amène à la surface sa partie postérieure ; l'ouverture située entre le dernier anneau et les élytres s'agrandit ; on voit

l'abdomen s'allonger, puis se rétracter comblant et élargissant tour à tour l'espace situé entre le fourreau des élytres et l'abdomen. Il y a là un véritable piston qui, par son jeu, aspire, puis expulse l'air atmosphérique dans l'atrium stigmatique qui recouvre la surface supérieure de l'abdomen.

En somme, nous voyons que notre insecte qui, au point de vue anatomique est un insecte *holopneustique* est véritablement *métapneustique* au point de vue physiologique. Bien qu'il diffère extrêmement de sa larve au point de vue du nombre et de la distribution des stigmates, il se comporte exactement comme elle pour les phénomènes respiratoires *quand il est plongé dans le milieu aquatique*. Nous insistons sur ce dernier point; car dès que l'insecte

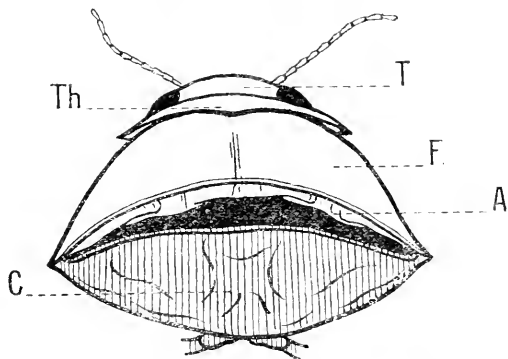


Fig. 46. — *Hydaticus sulcatus* L. L'insecte a été sectionné en travers par le milieu de l'abdomen afin de montrer la disposition de l'espace sous-élytral (*Atrium*).

*T* : tête; *Th* : thorax; *F* : partie supérieure des élytres; *C* : coupe de l'abdomen; *A* : atrium (espace compris entre les élytres, doublée des ailes, et la partie supérieure de l'abdomen).

ouvre ses élytres et s'envole dans l'atmosphère, il se comporte comme tous les insectes aériens.

Cette disposition des élytres offre de multiples avantages à l'insecte. On le voit, en effet, comme sa larve, prendre ses repas dans l'eau sans interrompre l'acte respiratoire. Sa partie postérieure vient, en effet, normalement affleurer à la surface de l'eau. Ici, le phénomène n'est plus produit par des flotteurs; il est dû à la faible densité de l'animal qui l'amène à surnager dès qu'il est au repos. La situation particulière qu'il occupe dans l'eau (tête enfoncée sous l'eau et partie postérieure proéminente) tient à la présence dans les derniers anneaux des grosses vésicules trachéennes que nous avons déjà signalées.

La présence d'un espace non négligeable situé entre l'abdomen et le fourreau formé par les élytres a encore un avantage qui n'est pas négligeable. Il constitue un réservoir gazeux qui permet à l'insecte de séjourner pendant un temps fort long sous la surface de l'eau. Comme je l'ai dit, au début de cette étude, le Dytique est un scaphandrier qui emporte un réservoir d'air sur son dos (1).

PLATEAU (1872) a fait autrefois de nombreuses observations sur ce sujet. Il a montré qu'un Dytique immergé dans l'eau et sans contact possible avec l'atmosphère pouvait survivre pendant 36 heures ; mais, à la vérité, l'insecte sort de l'eau en état de mort apparente. Il ne se rétablit qu'au bout de 5 heures, et encore d'une manière incomplète, car ses pattes natatoires restent paralysées et il meurt après avoir langui 48 heures.

J'ai repris ces expériences, mais dans un but spécial. Je désirais voir l'état du système trachéen après une asphyxie poussée à ses dernières limites, mais sans avoir entraîné la mort de l'animal.

Comme dans les expériences de Plateau, le Dytique était placé dans un petit vase entièrement rempli d'eau et ne renfermant pas la moindre bulle d'air. Ce petit vase couvert d'une mousseline était immergé dans un autre beaucoup plus grand et rempli d'eau également. La température de l'eau était de 7 à 8 degrés.

Au bout de 24 heures, le Dytique est bien vivant, il continue à nager dans l'eau. Ce n'est guère qu'au bout de 35 heures qu'il reste immobile sur le fond de vase sur lequel il est tombé au bout de 30 heures environ.

On le tire de l'eau au bout de 46 heures. On remarque que les derniers anneaux de son abdomen sont en extension maxima, les organes génitaux sont eux-mêmes apparents. Ce sont des

(1) Le fait n'est cependant pas certain et d'après les derniers travaux de BROCHER (1909), il est possible que seule la paire stigmatique postérieure serve à l'inspiration de l'air, la provision de gaz situées sous les élytres servirait uniquement de flotteur à l'insecte.



remarques qui, déjà avaient été faites par Plateau. On pourrait dire que le Dytique est tombé en état de mort apparente dans le stade d'*expiration forcée*.

On dissèque l'insecte dans du chlorure de sodium à 8 pour 1000.

On remarque les faits suivants :

1<sup>o</sup> Le vaisseau dorsal est animé de pulsations énergiques.

2<sup>o</sup> Les trachées ont conservé leur aspect nacré, brillant ; *elles ne contiennent pas trace d'eau*, mais elles sont revenues sur elles-mêmes, aplaties ; leurs parois sont accolées comme un tube de caoutchouc à parois minces dans lequel on a fait le vide.

La même expérience répétée plusieurs fois donne toujours le même résultat.

Ainsi, même dans cet état d'asphyxie extrême, l'eau ne pénètre pas dans le système trachéen de l'insecte. Il y a là un fait curieux à retenir.

*C. Mécanisme s'opposant à l'entrée de l'eau dans le système respiratoire. Lutte contre l'envahissement des corps gras et de leurs solvants.*

1<sup>o</sup> L'eau ne peut pénétrer par l'ouverture de l'atrium stigmatique pour les raisons qui ont été déjà exposées à maintes reprises ; fermeture capillaire hydrofuge, fermeture gazeuse.

La moindre observation permet d'établir l'existence de cette dernière. On voit presque toujours une bulle d'air qui se maintient adhérente au pourtour de l'orifice atrial quand l'insecte plonge et se promène dans l'eau.

Il est même curieux d'observer le manège des Dytiques qui, pendant l'hiver, se promènent sous la glace des étangs. On les voit nager çà et là à la recherche d'un peu d'oxygène qui s'est fait rare dans ces conditions.

Dès qu'ils rencontrent une bulle enfermée sous la glace, ils soudent avec elle la bulle qui est adhérente à l'entrée de l'atrium. L'insecte semble apprécier très rapidement la qualité du gaz

qui constitue le petit réservoir qu'il explore ; le plus souvent, il s'en éloigne rapidement ; d'autres fois, il reste à son contact pendant plus d'un quart d'heure ; sans doute, celle-ci est riche en oxygène.

2<sup>o</sup> Nous l'avons vu déjà incidemment, les Dytiscides à l'état d'*imago* sont plus résistants vis-à-vis des liquides capables de mouiller la chitine hydrofuge. *A priori*, ce fait semble paradoxal, et son explication ne se présente pas immédiatement à l'esprit. En effet, ici l'entrée de l'atrium, physiologiquement analogue à l'entrée des stigmates de la larve en diffère par un point essentiel. Nous n'avons plus chez l'insecte parfait, cette zone de chitine hydrofuge très mince qui peut s'invaginer à l'intérieur, laissant la surface du corps composée uniquement de chitine ordinaire. Il semblerait donc que tout corps gras nageant à la surface de l'eau dût pénétrer par l'atrium à l'intérieur du système trachéen. Il n'en est rien et voici comment l'insecte procède pour éviter cet accident.

Au moment où il arrive à la surface, son extrémité postérieure est garnie de la bulle gazeuse (fermeture gazeuse). Cette extrémité est très rapidement soulevée sensiblement *au-dessus du niveau de l'eau* ; il semble même que ce soulèvement soit d'autant plus accentué que la surface de l'eau soit plus souillée de matières capables d'envahir le système respiratoire.

Il est probable que l'insecte a le pouvoir de refouler l'air contenu dans ses trachées à l'intérieur des vésicules de la partie postérieure et surtout de relâcher les muscles de son corps, de manière à augmenter de volume, et, par conséquent, à diminuer de densité ; une expérience que je citerai ci-dessous va nous en donner la preuve.

Les résultats sont d'ailleurs tout différents si on dépose le corps gras *directement sur l'entrée de l'atrium*. Il y a alors pénétration instantanée et fatale dans l'atrium et de là, dans les trachées. Il semble que nous retombions sur le cas des insectes aériens ; la disposition des trachées par rapport aux stigmates étant la même que chez ceux-ci.

Cependant, en y regardant de près, on voit que l'organisme des Dytiscides possède encore quelques moyens de défense qui ne sont pas négligeables.

C'est ainsi que le dernier anneau est formé par une large plaque située *sur un plan inférieur* à celui des autres anneaux. Les substances hydrofuges introduites par l'entrée de l'atrium se localisent par adhérence sur cette plaque garnie de poils clairsemés qui forment une sorte d'éponge hydrofuge. Si la quantité de liquide (huile) est plus considérable, elle peut pénétrer jusqu'au dernier stigmate, mais elle n'obstrue pas, en général, la dernière trachée en raison de ses dimensions considérables.

Si la quantité de liquide introduite est encore plus abondante (cas qui ne se présente jamais dans la nature), tous les stigmates sont envahis, l'animal succombe, mais après avoir résisté bien plus longtemps qu'un insecte terrestre.

Voici, par exemple, la relation d'une expérience.

Un *Dytiscus marginalis*. L. étant tenu à la main, on dépose successivement plusieurs gouttes d'huile d'olive à l'entrée de l'atrium et sur la terminaison postérieure du dernier anneau.

L'insecte remis à l'eau présente des mouvements de défense assez particuliers ; il essuie avec ses pattes natatoires la région postérieure qui a été imprégnée d'huile ; il fait même proéminer en arrière et en dehors de l'atrium les derniers anneaux qu'il essaye de nettoyer comme il vient d'être dit.

Pendant trois quarts d'heure environ, il se livre à cette manœuvre presque sans interruption.

Ensuite, ses allures se transforment peu à peu, il reste de longs moments à la surface sans mouvement. Il paraît *déséquilibré* ; il ne possède plus son attitude normale ; c'est maintenant la partie antérieure des élytres qui vient en contact avec la surface ; il est probable que les vésicules postérieures en partie remplies d'huile sont des flotteurs moins parfaits que d'ordinaire.

Bientôt, le Dytique semble augmenter de densité, il nage maintenant entre deux eaux sans faire aucun mouvement. Chose curieuse, il semble que l'insecte puisse modifier sa densité à volonté ; on le voit, en effet, de temps en temps, monter ou descendre lentement dans le liquide, sans qu'il fasse le plus léger mouvement de natation ; ses mouvements de descente correspondent sans doute à des phases de contraction de ses muscles qui compriment le gaz contenu dans les trachées.

Enfin, l'animal gagne peu à peu le fond sur lequel il s'immobilise et meurt.

*En résumé*, les Dytiscides adultes possèdent un appareil respiratoire *morphologiquement holopneustique*.

Pendant leur séjour dans l'air, cet appareil est *physiologiquement holopneustique*.

Pendant leur vie aquatique, leur respiration devient *physiologiquement métapneustique*, l'extrémité seule de l'espace sous-élytréen se mettant en contact avec l'atmosphère et probablement même la dernière paire de stigmates servant seule à l'introduction de l'air (Fr. Brocher).

La défense contre l'envahissement de l'eau est due aux moyens habituels : *chitine hydrofuge*, *présence de gaz sous pression* dans les espaces capillaires.

La défense contre les particules grasses est due à ce que, pendant la station à la surface, l'entrée de l'atrium se trouve sensiblement au-dessus du niveau de l'eau, en raison du faible poids spécifique de l'insecte.

Les corps gras introduits directement par l'entrée de l'atrium sont retenus par le feutrage hydrofuge du dernier anneau qui, au point de vue de la capillarité, joue le même rôle que le manchon de chitine spongieuse de la prétrachée des larves.

La dilatation vésiculeuse de la dernière trachée contribue aussi à la défense contre les corps gras.

## IV. — Étude des Hydrophiliens à l'état d'imagines.

Nos études porteront sur les deux espèces qui nous ont déjà servi :

*Hydrophilus piceus* L. et *Hydrocharis caraboides* L.

Le système respiratoire de ces insectes diffère profondément de celui des Dytiscides. Comme ces derniers, ils possèdent une double série de stigmates abdominaux situés à la partie supérieure de l'abdomen et accessibles seulement quand on a écarté les ailes et les élytres de l'insecte.

Ils sont également insérés dans une bande de chitine mince, molle, hydrofuge qui règne de chaque côté du corps. Ici, c'est le stigmate *antérieur* qui présente le développement le plus considérable.

Mais, et c'est là un point essentiel, ils possèdent, en outre, une paire de *gros stigmates ventraux*. Ceux-ci ne sont pas très faciles à découvrir. Pour les voir, il faut saisir l'animal et incliner la tête en arrière, on fait ainsi « bâiller » à la partie ventrale l'articulation qui sépare le prothorax du mésothorax. On découvre alors au fond de cette fissure une membrane jaunâtre, souple qui réunit les deux segments précités en même temps qu'elle leur laisse une certaine mobilité.

Dans la zone antérieure, où cette membrane s'attache au prothorax, on remarque deux taches ovales jaunâtres, formées par des poils chitineux hydrofuges. C'est en écartant ces poils qu'on trouve les stigmates, (St. fig. 47). De chacun de ceux-ci part une grosse trachée qui se dirige en arrière ; on l'aperçoit par transparence à travers la membrane articulaire. (Tr. fig. 47).

D'autres dispositions anatomiques sont encore en rapport chez ces insectes avec les phénomènes respiratoires.

La face inférieure du thorax (mésos et méso) est revêtue d'un fin duvet hydrofuge qui s'étend sur le premier segment abdominal et qui forme deux zones sur les bords latéraux de la face

inférieure de l'abdomen. Il empiète aussi sur le prothorax et la tête (1).

Les antennes (fig. 48 An.) ont une forme très remarquable. Les quatre derniers articles sont très développés et forment une file de disques, de massues réunies les unes aux autres, par de minces pédicules. Ces articles sont également recouverts

de fins poils hydrofuges.

Chose remarquable, ces antennes ne semblent pas avoir le même usage que celles des autres insectes ; elles sont presque constamment réclinées sous la tête, en arrière de l'œil.

Les longs appendices grêles et mobiles qu'on aperçoit de chaque côté de la tête de l'insecte et qu'un examen superficiel pourrait faire prendre pour les antennes sont les palpes maxillaires. Cette apparence est si remarquable ; elle a tant frappé les entomologistes qu'elle a valu à ces insectes

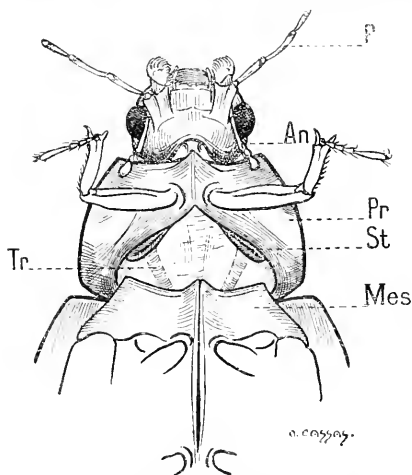


Fig. 47. — *Hydrocharis caraboides* L. ♀. L'insecte est vu par la face ventrale.

An : antenne ramifiée en dehors des périodes respiratoires sous la partie latérale de la tête ; St : stigmate ventral situé sur la partie molle qui joint le prothorax au mésothorax ; Tr : grosse trachée partant du stigmate ventral ; P : palpe maxillaire ; Pr : prothorax ; Mes : mésothorax.

le nom de *Palpicornes* (Mulsant 1844) (fig. 48. P. mx).

Voyons maintenant quel est le fonctionnement de cet appareil respiratoire. Il a été étudié avec soin, il y a longtemps déjà par NITZSCH (1811).

Dès que l'insecte est plongé dans l'eau, on voit les parties recouvertes du duvet hydrofuge devenir brillantes, prendre un aspect miroitant, ce qui tient à ce qu'une couche d'air adhère à ces parties ; nous essayerons tout à l'heure de voir par quel

(1) La topographie de ce revêtement hydrofuge diffère par quelques détails chez les deux espèces étudiées ; ceci ne nous arrêtera pas, la signification physiologique restant la même.

mécanisme. La plus simple observation indique que ce plastron gazeux possède une grande adhérence car, quels que soient les mouvements auxquels se livre l'Hydrophile, on ne voit jamais la plus petite bulle de gaz s'échapper du réservoir dont nous venons de parler.

Lorsque l'insecte est sous la surface de l'eau, il va sans dire que toute communication entre son réservoir gazeux et l'atmosphère est interrompue ; par quel procédé va-t-il établir

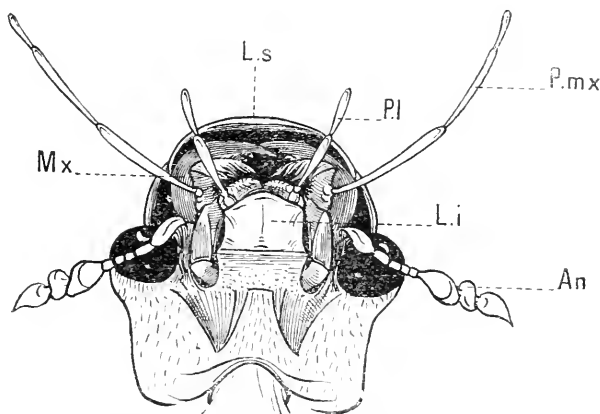


Fig. 48. — Tête d'*Hydrophilus piceus* vue par la face inférieure.

An : antenne ; P. mx : palpe maxillaire (très développé et simulant une antenne) ; P. l. : palpe labial ; L. i. : lèvre inférieure ; L. s. : lèvre supérieure ; M.x : maxillaire.

cette communication qui lui permettra de se réapprovisionner en oxygène ?

Par une manœuvre très différente de celle des Dytiques. Ce n'est plus ici la partie terminale de l'abdomen qui vient se mettre en contact avec l'atmosphère gazeuse, c'est la partie latérale de la tête et du thorax. On verra, par exemple, l'insecte s'accrocher à une plante aquatique et s'incliner de manière à rapprocher de la surface le côté droit de son thorax ; en même temps, son antenne droite quitte le sillon qu'elle occupe d'ordinaire et prend une position très particulière qu'il n'est guère facile de décrire ; elle forme une courbe à concavité externe, son extrémité formée des articles dilatés tournée vers

le bas. Qu'un effort de l'insecte la rapproche encore de la surface, et voici qu'en raison de la tension superficielle, une solution de continuité se forme au milieu de la masse liquide et qu'il s'établit une communication entre l'atmosphère extérieure et la pellicule gazeuse qui adhère au corps de l'animal.

Je sens tout ce que ma description a d'insuffisant, je pourrais peut être l'éclairer par quelque comparaison, je préfère annoncer que l'Hydrophile s'est chargé lui-même de nous fournir un appareil qui fonctionne d'après le même principe que son antenne : c'est la coque dans laquelle la femelle renferme ses œufs ; nous la décrirons dans quelques instants.

En somme, si le mécanisme que je viens d'exposer n'est pas parfaitement clair pour celui qui n'a pas vu l'insecte à l'œuvre, le résultat obtenu ne saurait faire le moindre doute, l'atmosphère gazeuse, la bulle de savon si on veut qui adhère au corps de l'insecte est maintenant en communication avec l'air extérieur par un tube capillaire formé en partie par de la chitine hydrofuge, et en partie par une lame liquide qui s'appuie sur cette chitine hydrofuge. L'Hydrophile va donc respirer par ce tube comme un scaphandrier utilise le sien.

Quel est le chemin suivi par l'air « *neuf* » qui pénètre dans le système trachéen de l'insecte ?

Jusqu'à une époque récente, l'opinion admise à ce sujet était celle de NITZSCH (1811) : l'air pénétrait d'abord par les stigmates thoraciques ventraux, mais filait aussi en partie sous les côtés de l'abdomen le long de la ligne garnie de poils hydrofuges ; de là, passant sous les élytres, il gagnait la partie supérieure de l'abdomen et les stigmates qui s'y trouvent.

BROCHER (1908, p. 191) réfute cette opinion. Pour lui, ce sont *uniquement les stigmates ventraux* thoraciques qui servent à l'introduction de l'air dans le système trachéen ; les stigmates abdominaux sont, eux, destinés à l'expiration ; l'air usé qui en sort, s'accumule d'abord entre la partie inférieure des élytres et la partie supérieure de l'abdomen et déborde ensuite sous les élytres pour contourner les côtés de l'abdomen et venir se join-



dre au revêtement gazeux de la partie inférieure du corps. Comment le gaz suit-il ce chemin compliqué et paradoxal au lieu de s'échapper dans l'eau et de venir jusqu'à la surface, en vertu de sa faible densité, c'est ce que nous essayerons d'expliquer dans un instant.

M. Brocher fonde son opinion sur un certain nombre d'expériences qui me paraissent devoir entraîner la conviction.

C'est ainsi qu'un Hydrophile auquel on obture les stigmates thoraciques ou dont on enlève le revêtement gazeux sternal (1) meurt bientôt d'asphyxie si on le force à séjourner dans l'eau ; l'obturation des stigmates dorsaux par un corps gras ne produit pas les mêmes accidents.

J'ai fait aussi quelques expériences qui m'ont donné des résultats analogues.

*Expérience 1.*—*Hydrocharis caraboïdes*. ♀ A midi, on dépose une grosse goutte d'huile sur les stigmates thoraciques et on replace l'insecte dans l'eau. Bientôt, la masse d'air emprisonnée sous ses élytres semble augmenter son volume ; l'insecte arrive à la surface et soulève successivement ses élytres comme s'il voulait maintenant utiliser ses stigmates abdominaux. Il explore le vase dans lequel il est enfermé, et, dès qu'il rencontre un objet qui dépasse le niveau de l'eau, il s'empresse de monter sur lui. Il passe ainsi toute la journée *hors de l'eau* ; rejeté à l'eau, il en sort aussitôt.

Il semble que l'huile ait envahi par capillarité la plus grande partie de son revêtement hydrofuge ; peut-être même a-t-elle gagné la face dorsale.

Le lendemain, à 9 heures du matin, on constate que l'insecte est tombé au fond de l'eau. Il réagit encore faiblement quand on l'excite, mais il est incapable de se tenir fixé à un corps solide. Il meurt une heure après.

*Expérience 2.* — On opère encore sur une femelle d'*Hydrocharis caraboïdes*, mais cette fois, on ne dépose qu'une très petite goutte d'huile sur les stigmates thoraciques. Immédiatement,

(1) Par frottement avec un liquide éthéro-alcoolique.

comme dans le cas précédent, l'insecte s'empresse de sortir de l'eau et se tient toute la journée fixé à une branche qui sort du vase. Si on le jette à l'eau, il en sort aussitôt.

Deux jours après, il paraît respirer normalement et a repris son allure habituelle.

*Expérience 3.* — On recommence l'expérience précédente, mais après avoir déposé une très petite goutte d'huile sur les stigmates thoraciques, on place l'animal dans un vase à moitié rempli d'eau, à parois absolument verticales et sans aucune aspérité. Dans ces conditions, après avoir flotté un certain temps à la surface, il tombe entre deux eaux, puis, sur le fond sur lequel il remue sans cesse. Il semble qu'il fasse des efforts considérables, mais infructueux pour gagner la surface.

Le lendemain, on le trouve inerte sur le fond du vase.

*Expérience 4.* — On coupe les deux antennes à une femelle d'*Hydrocharis caraboïdes*. Si on la place dans un vase dont elle puisse sortir, elle ne manque pas de le faire rapidement ; si, au contraire, l'insecte est placé dans un vase à parois verticales et lisses, il manifeste sa gêne par des mouvements continuels et il ne tarde pas à mourir.

*En résumé,* dès que les stigmates thoraciques ne peuvent plus fonctionner normalement (obturation directe ou section des antennes), les Hydrophilides manifestent un grand état de souffrance et meurent si on les maintient dans le milieu aquatique.

Placés au contraire dans le milieu aérien, il semble qu'ils puissent faire usage de leurs stigmates abdominaux et, si la quantité d'huile introduite dans le système trachéen n'a pas été trop considérable, ils se rétablissent peu à peu.

J'arrive donc à la même conclusion que le Dr Brocher en ce qui concerne le rôle inspiratoire exclusif des stigmates thoraciques, chez les insectes parfaits du groupe des Hydrophilides *maintenus dans le milieu aquatique* (1).

(1) Il est à noter que ces mêmes insectes à l'état normal restent de longues heures immobiles fixés sous l'eau aux plantes aquatiques.

Je désire faire une dernière remarque touchant le mécanisme respiratoire des Hydrophiliens. On sait que chez les insectes adultes, le renouvellement de l'air à l'intérieur des trachées est produit par des mouvements alternatifs d'expansion et de constriction des segments de l'abdomen. MIALL (1903, p. 78) décrit le même mécanisme chez l'Hydrophile ; j'avoue ne les jamais avoir observé nettement comme chez le Dytique.

Par contre, il existe au thorax de ces animaux une disposition curieuse que je n'ai vu signalée par aucun auteur. Non seulement le prothorax est mobile sur l'ensemble formé par le méso et métathorax, mais les différentes pièces qui composent ces deux derniers segments ne sont pas soudées entre elles comme chez les autres insectes, mais présentent aussi un certain degré de mobilité entre elles. On peut parfaitement constater le fait chez l'insecte placé sur le dos.

Il est probable qu'il y a une relation entre cette disposition anatomique et l'existence des stigmates thoraciques ventraux, seuls utilisés pour la respiration dans le milieu aquatique. Il est difficile de s'en rendre compte avec certitude puisqu'on ne peut apercevoir les pièces mobiles sternales quand l'insecte respire à la surface de l'eau. On y parviendrait peut-être en plaçant sur le fond du vase qui le contient un morceau de glace dans lequel on examinerait par réflexion le plastron ventral de l'insecte pendant l'acte respiratoire.

### Étude expérimentale du revêtement hydrofuge.

Les Hydrophilides sont les premiers insectes qui nous aient offert un revêtement hydrofuge de quelque étendue et facilement accessible. Essayons de tirer parti de cette circonstance favorable pour soumettre le phénomène à l'expérience et pour en donner une explication rationnelle.

Prenons un *Hydrocharis caraboïdes* dont le revêtement gazeux sternal paraisse intact sous l'eau. Nous sortons l'insecte de l'eau, nous séchons soigneusement au papier Joseph les

portions du tégument mouillées ; nous frottons le plastron sternal gauche avec un petit morceau de papier imprégné d'éther. Après avoir laissé l'insecte dans une boîte pendant quelques instants, afin de permettre à l'éther de s'évaporer, on le plonge sous l'eau.

On constate qu'à l'endroit frotté, et *là seulement*, la couche gazeuse fait défaut.

L'insecte est retiré de l'eau et placé dans une boîte sur du papier Joseph.

Une demi-heure après, on le plonge sous l'eau, le revêtement gazeux se montre de nouveau au niveau de la place frottée, mais il s'évanouit rapidement. L'insecte est mis de nouveau à sec.

Deux heures après, on le place sous l'eau. Cette fois, le revêtement gazeux existe très marqué et sans lacune sur le sternum ; il persiste sur la place frottée comme sur les zones voisines.

On répète la même expérience, mais, après avoir traité à l'éther une portion des téguments « hydrofuges », on laisse l'insecte dans l'eau ; on constate que, dans ces conditions, le revêtement gazeux qui a disparu au point frotté ne se reproduit pas, ou du moins très lentement et très incomplètement.

Pour faire disparaître la couche brillante du tégument hydrofuge, il suffit même souvent de le frotter énergiquement, au moyen de papier sec ou imbibé d'eau ; le résultat est d'ailleurs moins net dans ce cas qu'avec l'éther.

De ces expériences et d'autres analogues, on peut, ce me semble, donner l'explication suivante du phénomène :

Au niveau des téguments hydrofuges existent des poils courts et serrés (1) qui sont enduits d'une substance non miscible à l'eau. Celle-ci ne peut donc pénétrer dans les espaces capillaires, tels que E (fig. 49), situés entre deux poils voisins ; elle forme alors une *lame liquide* qui s'appuie sur les extrémités des poils et se laisse même déprimer à leur niveau. Cette lame empri-

(1) Ces poils sont parfaitement discernables à la loupe.

sonne entre elle et le tégument T une couche d'air qui est formée par la réunion de colonnes identiques à E.

Si maintenant, on vient à dégraisser les poils P au moyen d'une substance convenable (éther), l'eau pénètre dans les espaces capillaires qu'elle peut mouiller : elle prend la place de l'air dans les espaces E et l'aspect brillant du tégument s'évanouit.

Si l'insecte est hors de l'eau, le produit de sécrétion fourni par les glandes Gl vient de nouveau lubrifier les poils et le revêtement gazeux réapparaît.

Si l'insecte est au contraire immergé, le produit de sécrétion insoluble dans l'eau ne peut pas se répandre sur les poils qui sont mouillés et l'accident ne peut pas se réparer. On trouve dans ce cas un liquide blanchâtre visqueux qui s'est concrété sur la zone dégraissée.

Chez un insecte normal, une goutte d'huile déposée sur le tégument hydrofuge pénètre immédiatement dans les espaces capillaires et abolit le revêtement brillant.

Quant à l'existence des glandes Gl, elle n'est pas hypothétique. Il ne faut pas songer à la constater tout au moins *in situ* chez l'Hydrophile, dont les téguments, surtout au niveau du thorax, atteignent une telle épaisseur qu'il est impossible d'y pratiquer des coupes minces. Mais la plupart des Hémiptères aquatiques possèdent sur certaines parties de leurs téguments un revêtement hydrofuge très semblable à celui des Hydrophilides. Chez la Nèpe, en particulier, il existe sur la face dorsale de l'abdomen. J'ai pu, chez un insecte de cette

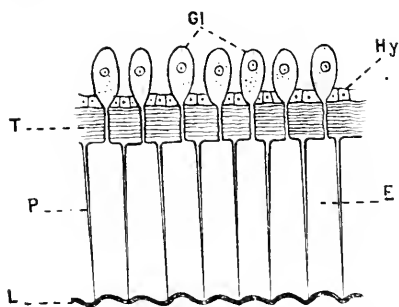


Fig. 49. — Coupe schématique du tégument d'un insecte aquatique au niveau du revêtement hydrofuge.

T : tégument chitineux ; Hy : hypoderme ; P : poils chitineux, dépendance du tégument ; E : espace capillaire compris entre deux poils voisins ; Gl : glandes unicellulaires sécrétant un liquide qui vient « hydrofuger » les poils ; L : lame liquide qui s'appuie sur l'extrémité des poils hydrofuges.

espèce qui venait de muer, pratiquer des coupes après fixation dans le liquide de Bouin. Elles m'ont démontré l'existence sous l'hypoderme de glandes unicellulaires semblables à celles qui ont été représentées dans la figure 47. Je dois cependant faire remarquer qu'il m'a été impossible de déterminer avec certitude la situation du canal excréteur de la glande ; il a été figuré ici schématiquement.

Quel est le rôle physiologique de ce revêtement gazeux ? Tous les auteurs s'accordent à en faire un réservoir dans lequel l'animal vient puiser au moyen de ses stigmates lorsqu'il est sous la surface de l'eau et que la provision d'oxygène contenue dans ses trachées est épuisée. Pour le Dr BROCHER (1908), cette opinion ne saurait se soutenir, puisque le gaz adhérent au plastron sternal serait composé des gaz d'expiration provenant des stigmates dorsaux. Aux preuves déjà fournies, il ajoute la suivante. Au moyen d'un petit aspirateur (comptegoutte), il soutire l'air du revêtement ventral (1) ; il voit bientôt le plastron brillant se reformer aux dépens du gaz situé sous les élytres.

Ainsi le réservoir gazeux rempli d'air « usé » ne saurait donc être utilisé pour la respiration de l'insecte. Pour le Dr Brocher à l'opinion duquel je me rallie, le réservoir gazeux des différents insectes (Hydrophiliens), Notonectes, Corises, etc.), aurait le rôle d'un *flotteur*, ce serait si l'on veut une ceinture de sauvetage qui maintiendrait ou même porterait l'insecte à la surface de l'eau. On peut en donner la preuve en privant l'animal de cette réserve, soit par le vide, soit en traitant par l'éther ses poils hydrofuges ; on voit alors l'insecte tomber sur le fond du vase.

Il me reste à exposer une dernière question qui aurait pu s'offrir à nous à propos des insectes déjà étudiés, mais que j'avais réservée pour la traiter ici, car le phénomène dont je vais parler se présente chez les Hydrophiliens avec une particulière netteté.

(1) Chez l'Hydrophile et surtout chez d'autres insectes voisins qui s'y prêtent mieux,

Supposons que nous ayons fixé un *Hydrophile* sur une lame de plomb, de manière à ce qu'il soit maintenu sur le fond du vase et qu'il ne puisse plus venir surnager à la surface de l'eau. Faisons un vide progressif au moyen d'une trompe à eau ; nous voyons alors le revêtement gazeux se dilater de plus en plus à mesure que la pression baisse. Mais, fait très remarquable, *le gaz ne s'échappe pas* en bulles montant dans le liquide et venant crever à la surface. Il semble que la couche gazeuse soit maintenue au contact du revêtement hydrofuge par une adhérence extrêmement marquée. Lorsque la pression est tombée très bas ; à quelques centimètres de mercure, par exemple, on voit quelques bulles sesé-

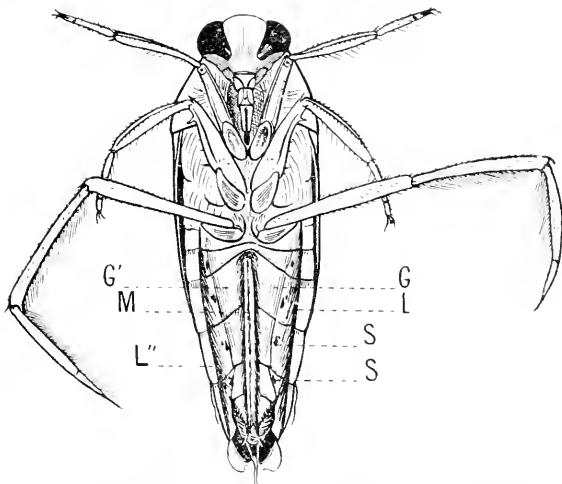


Fig. 50. — *Notonecta* vu par la face ventrale et examiné *en dehors de l'eau*.

*L, L''* : crêtes latérales d'implantation des longs poils chitineux ; *M* : crête médiane ; *G G'* : gouttières garnies d'un fin duvet hydrofuge ; *S S'* : stigmates. Les longs poils chitineux sont rabattus sur les crêtes d'implantation et par conséquent presque invisibles.

parer du revêtement après s'être étirées ; le phénomène se produit surtout aux points où l'insecte frotte son tégument avec ses pattes.

En somme la couche gazeuse donne tout à fait l'impression d'une *substance visqueuse* ; on pourrait la comparer comme apparence avec beaucoup d'exactitude à une masse de métal à l'état pâteux.

Le phénomène est général pour tous les insectes qui possèdent un tel revêtement gazeux ; il s'observe également avec une très grande netteté chez le *Notonecta*. Chez cet Hémiptère, le prin-

cipal réservoir gazeux siège à la face ventrale de l'abdomen. Celui-ci présente une crête médiane M et deux crêtes latérales L et L' entre lesquelles règnent deux dépressions ou gouttières G, G' (fig. 50). Le fond des gouttières est revêtu d'un fin duvet hydrofuge assez semblable à celui que nous avons étudié chez l'Hydrophile.

Les trois crêtes portent de longs poils chitineux hydrofuges

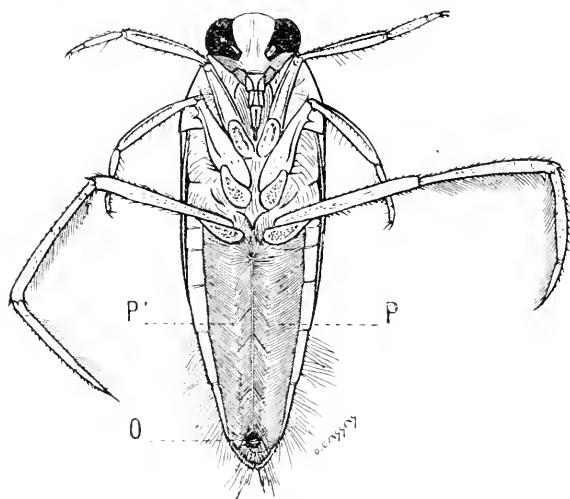


Fig. 51. — Notonecte vu par la face ventrale et examiné sous l'eau. Les longs poils chitineux au contact de l'eau se sont inclinés vers la ligne médiane de la gouttière qu'ils transforment en tube complet.

O : orifice postérieur établissant la communication entre l'atrium stigmatique et le milieu extérieur.

sur leur partie interne. Lorsque le Notonecte est à sec, ces poils s'appliquent le long des arêtes qui leur donnent insertion et les deux gouttières communiquent largement avec l'atmosphère, permettant un facile accès de l'air aux stigmates. Mais, dès que l'eau touche les crêtes L, L''

ou M, les poils sont rejetés vers la partie médiane de la gouttière (fig. 51) ; ils viennent ainsi, par leur réunion, former une membrane qui transforme la gouttière en un canal complet (1). Une masse d'air assez considérable est ainsi emprisonnée sous l'abdomen et dans une situation telle, que l'insecte est maintenu dans l'eau le ventre en l'air. Il devient en même

(1) Je n'ai vu cette transformation signalée nulle part. Elle est si facile à observer que je ne puis croire qu'elle ait échappé aux nombreux naturalistes qui ont étudié cet insecte si commun. Pour provoquer le phénomène, il suffit d'épingler sur le dos un Notonecte sur le fond d'une cuvette légère. On verse de l'eau avec précaution, au moment où le niveau atteint les crêtes, on voit sous le microscope, les poils se rabattre brusquement et masquer le fond des gouttières.



temps plus léger que l'eau et il n'a qu'à s'abandonner pour venir flotter à la surface. Cette masse d'air maintenue sous ce treillis de poils hydrofuges, se comporte comme une véritable substance visqueuse adhérant très fortement aux organes qui l'entourent sans former, bien entendu, de revêtement étanche.

On peut même en coupant quelques faisceaux de poils des lignes latérales, pratiquer dans le toit des sortes de fenêtres, qui permettent de voir l'intérieur de la gouttière pendant que l'insecte est sous l'eau. Si on fait le vide en maintenant l'animal au fond de l'eau, on voit la masse d'air venir faire hernie au niveau des ouvertures pratiquées. Si on a déposé un peu de noir de fumée sur les poils latéraux, on voit les grains noirs rouler à la surface interne de la bulle qui proémine au niveau des ouvertures, rendant le phénomène encore plus sensible. Le Dr BROCHER (1909) a observé des faits analogues sur le même insecte dont il a étudié avec soin et succès la mécanique respiratoire ; il a bien vu l'extrême adhérence de la couche d'air. « On voit une forte boursofflure aérienne bomber sur le thorax, et, quelquefois aussi, le long du bord des élytres. L'animal se frotte furieusement le ventre avec ses pattes postérieures, cherchant, mais en vain, à étendre cet air sur son abdomen. Parfois, seulement, il réussit à en détacher une bulle, qui s'échappe ».

Nous connaissons maintenant les faits, voyons leur explication.

1<sup>o</sup> La couche d'air emprisonnée au milieu des poils hydrofuges est limitée par une véritable *lame liquide* qui s'insère par ses bords sur la chitine mouillable et qui s'appuie *sans contracter d'adhérence* sur les poils hydrofuges (fig. 49).

2<sup>o</sup> Cette lame liquide n'est certainement pas constituée par l'eau dans laquelle l'animal est plongé. On peut, en effet, étudier expérimentalement la formation de lames liquides, en agitant cette eau dans un flacon ; ou en plongeant dans cette eau des mailles de grandeur variable et constituées par des fils de substances diverses. On constate qu'elles n'ont qu'une existence

éphémère, et qu'elles se rompent sous la moindre influence. Quelle est donc la substance qui confère à l'eau la propriété de produire des lames liquides aussi persistantes et aussi solides ?

Il ne semble pas que ce puisse être le produit de sécrétion qui rend les poils hydrofuges, car celui-ci est par définition insoluble dans l'eau. Y a-t-il à côté de lui et sécrété par les mêmes glandes un second produit ? cela est possible, probable même, mais ici encore on se heurte à des difficultés insurmontables, quand on veut en extraire des quantités suffisantes pour procéder à des expériences.

J'avais essayé, dans ce but, de racler la partie interne des téguments correspondant aux zones hydrofuges, mais il est pratiquement impossible de séparer les glandes qu'on voudrait étudier des muscles, des trachées et même des cellules hypodermiques banales de la région. En broyant les tissus obtenus dans l'eau et filtrant, on obtient bien un liquide qui mousse et qui donne des bulles persistantes, mais on sait qu'on obtient un résultat analogue avec n'importe quelle substance albuminoïde.

J'avais remarqué que chez un Hydrophile dont on a badigeonné le plastron sternal hydrofuge avec une petite quantité d'un liquide huileux, on trouve le lendemain chez cet insecte conservé à sec des filaments blanchâtres qui se sont concrétés au niveau des zones hydrofuges. Mais le produit de sécrétion recueilli dans ces conditions se montre insoluble, soit qu'il soit composé presque uniquement de la substance qui confère aux poils leur propriété hydrofuge, soit qu'il ait subi une sorte de coagulation.

Mon intention était de procéder à l'étude expérimentale du problème en m'inspirant des belles recherches de PLATEAU (1873) ; mais j'ai été obligé d'y renoncer pour les raisons que je viens d'énumérer. Tout ce qu'on peut dire, c'est qu'étant donné la persistance des lames liquides et la très grande difficulté qu'on a à les rompre, le liquide qui forme les parois de la bulle doit satisfaire aux deux conditions suivantes :

1<sup>o</sup> Posséder une *forte viscosité superficielle* ;

2° Présenter une *tension superficielle* relativement faible (PLATEAU, 1873, Vol. II, p. 42).

3° On sait également d'après les recherches du même auteur que la *nature du support* de la lame est loin d'être indifférente. Le même liquide donnera des lames plus ou moins persistantes suivant qu'elles s'appuieront sur un support donné ou sur un autre de texture différente. C'est ainsi qu'on peut gonfler des bulles de savon beaucoup plus grosses avec une pipe de verre qu'avec une pipe de terre (PLATEAU, 1873, Vol. II, p. 117). La chitine mouillable sur laquelle s'insère le pourtour de la bulle liquide, doit présenter des conditions exceptionnellement favorables étant donnée l'extrême adhérence de la lame liquide à son niveau.

Remarquons enfin, qu'il suffit d'une quantité extrêmement faible du produit de sécrétion pour obtenir le résultat voulu. Il ne s'agit nullement, en effet, de modifier les propriétés physiques *de tout le liquide* qui entoure l'insecte, mais seulement, d'une lame liquide ayant l'épaisseur de la couche dans laquelle l'activité moléculaire peut se manifester. D'après les mesures de Plateau fondées sur les colorations prises par les lames minces, cette couche aurait une épaisseur voisine de  $1/17.000^3$  de millimètre.

Si on ne peut, pour les raisons indiquées, procéder à l'étude expérimentale directe du phénomène, il est possible tout au moins, de vérifier certaines conséquences de la théorie que je viens d'adopter et par cela même, de démontrer son exactitude par une méthode indirecte. Celle-ci consiste essentiellement à modifier le liquide dans un sens tel que les conditions qui assurent sa persistance soient altérées. Si la théorie est juste, on devra voir la lame se rompre et le revêtement gazeux disparaître.

Le problème a déjà été traité à l'occasion d'une question bien différente de celle qui nous occupe en ce moment.

ERRERA (1906) s'était demandé par quel moyen il serait possible de chasser les bulles d'air qui adhèrent si nombreuses aux coupes végétales et qui sont parfois si gênantes dans les

recherches histologiques. S'appuyant sur les recherches de Plateau, il avait attribué la formation des bulles à des matières organiques (albumines), se dissolvant dans l'eau, au contact de la coupe et donnant un liquide à viscosité superficielle forte et à tension superficielle faible.

Le procédé qui permettra de chasser ces bulles consistera à soumettre les coupes à l'action d'un liquide qui devra posséder les qualités suivantes :

1<sup>o</sup> Etre miscible à l'eau ;

2<sup>o</sup> Avoir la propriété de se substituer au liquide qui limite les bulles ;

3<sup>o</sup> Former des lames liquides sans solidité, sans persistance.

Voyons par quels procédés, on peut réaliser cette triple condition.

La première va de soi, elle n'a pas besoin d'être exposée d'une manière plus explicite. La deuxième sera réalisée si on prend un liquide possédant une *tension superficielle plus faible* que celle du liquide auquel on veut le substituer. C'est là un phénomène de capillarité bien connu. Une plaque de verre étant recouverte d'une mince couche d'eau ; si on vient à déposer en son centre un peu d'alcool (possédant une tension superficielle plus faible que celle de l'eau), on voit l'eau s'écarter du centre, se diriger vers les bords, tandis que l'alcool occupe tous les points qu'elle vient d'abandonner (1). La troisième condition sera remplie si le liquide choisi possède une *viscosité superficielle faible*. Dans ces conditions, la paroi de la bulle ou la lame liquide se déchire facilement, la bulle s'évanouit.

Plusieurs liquides réunissent ces trois conditions : l'alcool, l'éther sulfurique, par exemple, et l'expérience prouve qu'ils ont, en effet, la propriété de chasser les bulles d'air, aussi bien celles qui se forment au contact de certains tissus végétaux immergés, que celles qui prennent naissance dans certains liquides albumineux. On sait, par exemple, qu'un liquide albu-

(1) C'est un phénomène analogue qui donne lieu aux stries liquides qui prennent naissance sur les parois d'un verre dans lequel on agite un liquide alcoolique (vin généreux).

mineux versé sans précaution dans une burette étroite, donne naissance à une mousse abondante, qui se réunit à la surface du liquide et empêche une lecture correcte du niveau du liquide ; une goutte d'alcool ou mieux d'éther provoque la disparition rapide des bulles par le mécanisme qui vient d'être exposé ; on les voit toutes, en effet, crever successivement, laissant échapper l'air qu'elles contenaient.

Le même phénomène va-t-il se produire avec le revêtement gazeux de nos insectes aquatiques ? L'expérience permet de répondre par l'affirmative. Sous l'influence de ces liquides, on voit le plastron brillant se fragmenter, l'air emprisonné se réunir en petites bulles qui bientôt s'évanouissent dans le liquide environnant.

Mais ici, une objection peut se présenter à l'esprit. L'alcool qui a la propriété de mouiller le revêtement hydrofuge ne va-t-il pas pénétrer dans les espaces capillaires situés entre les poils pour les remplir en chassant l'air de la région ?

A vrai dire, je ne crois pas que cette objection soit valable, tout au moins tant que la solution alcoolique n'atteint pas un certain degré de concentration. Mais nous pouvons essayer d'obtenir le même résultat avec d'autres liquides qui ne peuvent donner prise à l'objection formulée.

Les solutions de bile dans l'eau sont dans ce cas. Remarquons d'abord qu'elles remplissent bien les conditions imposées. En particulier, on sait que la présence des acides biliaires leur confère une tension superficielle extrêmement faible. C'est sur cette propriété qu'est fondée la réaction de HAY (1866), qui consiste à projeter de la fleur de soufre sur le liquide (urine) qu'on veut étudier. Si celui-ci renferme des sels biliaires, la fleur de soufre tombe au fond du vase ; dans le cas contraire, elle nage sur la surface du liquide.

Si on plonge un Hydrophile dans de l'eau additionnée de 1 pour 100 de bile, on voit le revêtement gazeux du plastron sternal se fragmenter, le gaz se rassemblant en bulles qui crèvent et se dispersent dans le liquide.

Ici encore, on pourrait faire l'objection que le phénomène est dû aux savons qui sont toujours contenus dans la bile.

Il est facile de se mettre à l'abri de cette objection en opérant *en milieu acide*. Le phénomène décrit se produit, en effet, lorsqu'on plonge l'insecte dans une solution d'acide chlorhydrique à 2 ou 3 pour 1000, additionnée de 1 pour 100 de bile.

Il semble donc bien que, dans ces conditions, le phénomène de rupture de la lame liquide soit dû à ce que le liquide dont elle était formée, a été remplacé par un autre de plus faible viscosité (1).

Nous sommes donc bien arrivés au résultat cherché, nous sommes bien en possession de la preuve indirecte que nous avions annoncée.

#### Étude de la coque à Œufs de l'*Hydrocharis caraboides*.

On sait que la plupart des femelles des Hydrophiliens construisent une coque de soie dans laquelle elles enferment leurs œufs. LYONNET (1829) nous a laissé une bonne description de la manière dont la femelle du grand Hydrophile s'y prend pour filer cette coque dans l'eau ; de très belles figures éclairent son mémoire. Mais les auteurs paraissent beaucoup moins fixés sur le rôle de cette coque ; j'en ai donc repris l'étude.

Les descriptions et les recherches qui suivent ont trait uniquement à la coque de l'*Hydrocharis caraboides* que j'ai pu me procurer en assez grande abondance. Elle ne diffère d'ailleurs par aucun point essentiel de celle du grand Hydrophile, et les conclusions auxquelles nous allons arriver, sont évidemment applicables à la coque des deux insectes.

#### *Description de la coque.*

Elle est formée de deux parties bien distinctes :

a. Une partie horizontale ovale: la co que proprement dite.

(1) Je ne donne pas cette interprétation sans restriction. Il y a là un point de physique moléculaire sur lequel les physiiciens ne me paraissent pas d'accord et qui demande de nouvelles recherches.

C'est une sorte de sac aplati à sa partie inférieure qui repose sur l'eau, arrondi à sa partie supérieure qui émerge, terminé en avant (fig. A) par une extrémité assez tranchante qui forme

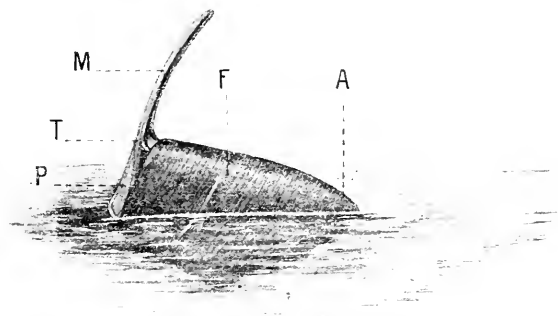


Fig. 52. — Coque d'*Hydrocharis caraboides* nageant sur l'eau et vue par côté.

*F* : corps de la coque recouverte d'une feuille de graminée aquatique ; *A* : partie antérieure de la coque formant une sorte d'étrave ; *P* : partie postérieure de la coque formée d'une partie plate et verticale qui reste à nu ; *M* : mat vertical légèrement recourbé en avant.

une sorte de proue et à sa partie postérieure (*P*) par une partie plate verticale.

*b.* Ce méplat postérieur se prolonge verticalement vers le haut, par une sorte de long appendice cylindrique, filiforme : le *mât* (fig. 52, *M*).

L'extérieur de la coque est formé d'un tissu parcheminé blanchâtre, dans lequel le microscope laisse voir facilement une intrication de fils de soie. Ceux-ci sont réunis, agglutinés par un ciment ; l'étoffe ainsi formée est absolument imperméable.

La paroi qui forme le méplat postérieur et vertical paraît beaucoup plus mince que l'enveloppe de la partie antérieure.

Jamais la coque ne se rencontre à découvert dans la nature.

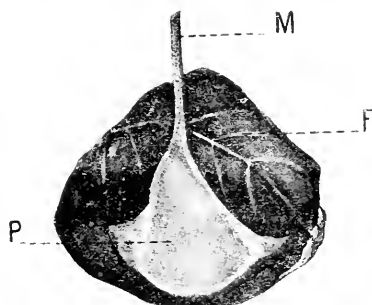


Fig. 53. — Coque d'*Hydrocharis caraboides* vue par la face postérieure.

*P* : partie postérieure plate, verticale et se montrant à nu ; *M* : mat prolongeant la face postérieure ; *F* : feuille de Dycotylédone recouvrant la coque.

Elle est toujours enveloppée dans une feuille appartenant d'ordinaire à une plante aquatique. Cette feuille étroitement appliquée sur la coque dont elle entoure les faces supérieure, latérales et inférieure, auxquelles elle adhère très fortement ; mais la face postérieure plane et verticale reste au contraire, toujours à découvert.

La feuille qui recouvre la coque la dissimule parfaitement aux regards, d'autant mieux que cet appareil se trouve presque

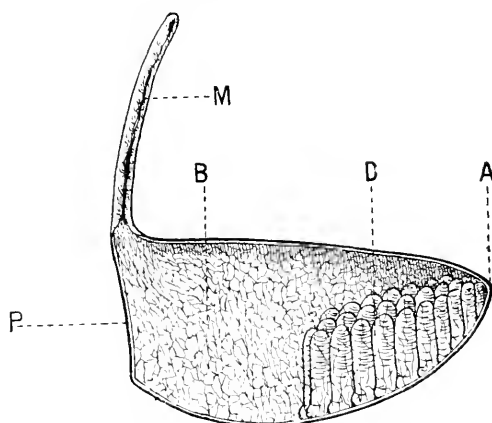


Fig. 54. — Coque d'*Hydrocharis caraboides* coupée longitudinalement pour montrer sa conformation intérieure (Schéma).

A : partie antérieure ; P : face postérieure plane ; M : mât ; D : œufs disposés verticalement les uns à côté des autres ; B : bourre de soie remplissant la cavité postérieure de la coque.

toujours retenu au milieu des plantes qui poussent dans l'eau sur le bord des petites mares qu'affectonnent les *Hydrocharis*.

Si on fait une section longitudinale et médiane de la coque, on constate que sa partie intérieure est disposée de la manière suivante (fig. 54).

Vers la partie antérieure, on voit des

corps cylindriques blanchâtres. Ce sont les œufs D ; ils sont disposés verticalement en une couche unique les uns à côté des autres. Ils sont très volumineux relativement à l'insecte qui les a produits, car ils mesurent en moyenne 4 millimètres de longueur sur 1 millimètre de largeur. L'extrémité antérieure de la larve est toujours tournée en haut. Ainsi que le montre la figure, ces œufs, sauf les deux ou trois rangées antérieures, n'atteignent pas la partie supérieure de la coque.

Toute la cavité de l'appareil qui n'est pas occupée par les œufs est remplie d'une sorte de bourre formée de fils de soie



qui s'entrecroisent en tous sens (fig. 54, B.) et forment un lacs de mailles polygonales de grandeur variable.

Examinons plus attentivement le *mât* (fig. 55). La tige verticale qui le forme n'est pas pleine ; mais elle a la forme d'une gouttière ouverte en avant. A la partie médiane du *mât*, cette gouttière est presque fermée sur elle-même, c'est un simple sillon très étroit. Au contraire, en haut et en bas les deux bords du sillon s'écartent l'un de l'autre, laissant largement communiquer la cavité du *mât* avec l'extérieur.

Si nous faisons une coupe dans la partie médiane du *mât*, nous

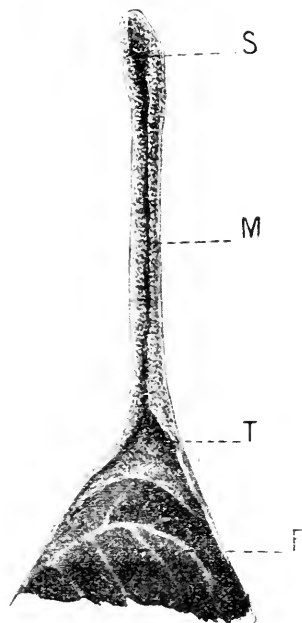


Fig. 55. — Coque à œufs d'*Hydrocharis caraboides*. Détail du *mât*.

*M* : partie médiane du *mât*. Les bords de la gouttière sont très rapprochés ; ils laissent entre eux un simple sillon. *T* : partie inférieure du *mât*. Les deux bords de la gouttière s'écartent l'un de l'autre pour former un triangle et vont se perdre sur les parties supéro-latérales de la coque ; *F* : feuille recouvrant la coque ; *S* : partie supérieure du *mât*, la cavité de la gouttière s'aperçoit, ses bords s'étant écartés l'un de l'autre.

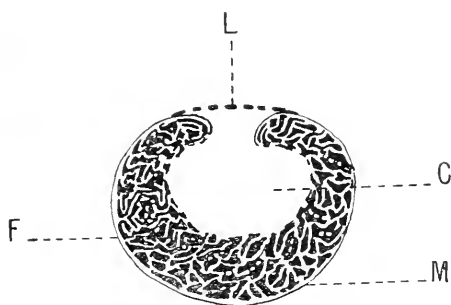


Fig. 56. — *Hydrocharis caraboides* L. Coque à œufs. Coupe transversale pratiquée à mi-hauteur du *mât*.

*F* : tissu de soie formant le « *mât* ». Il est rempli de lacunes pleines d'air qui sont en communication avec la cavité de la gouttière ; *G* : gouttière ; *L* : lame liquide s'appuyant sur les deux côtés de la gouttière et transformant cette gouttière en un tube complet.

voyons (fig. 56) que la paroi de cet appareil est formée d'un tissu lacuneux, dont les mailles sont remplies d'air. Du côté extérieur, ou convexe, ce tissu est limité par une membrane serrée et imperméable *M*. Du côté interne ou concave,

la membrane limitante est fenêtrée de sorte que les lacunes de la paroi communiquent avec la cavité de la gouttière.

*Fonctionnement de l'appareil. Rôle des différentes parties.*

La coque constitue un bateau *insubmersible* dans lequel sont enfermés les œufs qui, pour poursuivre leur développement, doivent respirer l'air atmosphérique en nature. La coque dont les mailles sont remplies d'air, flotte sur l'eau, le mât étant vertical ou plutôt légèrement incliné en avant. Si on maintient de force au fond de l'eau cet appareil, même pendant plusieurs heures, il vient de nouveau flotter à la surface dès qu'on l'abandonne ; en pesant la coque avant et après l'immersion, on constate qu'elle n'a pas agumenté de poids ; aucune goutte d'eau n'a donc pénétré à son intérieur.

Cependant, comme nous l'avons dit, il se produit des échanges gazeux entre l'intérieur de la coque et le milieu extérieur.

Normalement, l'air pénètre au niveau du triangle T (fig. 52 et 55) qui se trouve à la base du mât. Le tissu lacuneux se montre là à découvert. Si on dépose une goutte d'huile colorée en ce point, on constate qu'elle pénètre à l'intérieur de la coque, ce qui ne se produit pas si on la dépose en tout autre point (à l'exception du mât, comme nous allons le voir). Le triangle T constitue donc un *véritable stigmat*.

Lorsque la coque nage sur l'eau, le triangle stigmatique se trouve très au-dessus de la surface. Qu'arrive-t-il lorsqu'on enfonce cet appareil sous l'eau ? Une lame liquide se forme instantanément dans la région du triangle. Cette lame s'appuie sur les côtés du triangle qui sont les prolongements des bords de la gouttière. Elle emprisonne une couche d'air entre elle et le triangle stigmatique. En raison de la disposition des parties, cette couche d'air reste en communication avec la cavité du mât, c'est-à-dire avec l'air extérieur.

Si on enfonce davantage la coque sous l'eau, la lame liquide précédemment formée persiste, mais elle monte, elle s'étend

le long du mât à mesure que celui-ci plonge davantage dans l'eau. Cette lame s'appuie sur les deux côtés de la gouttière *qu'elle transforme en un tube complet* (fig. 56).

Le résultat de ce mécanisme est le suivant : *a.* Dans la situation normale de la coque nageant à la surface de l'eau, le stigmate se trouve dans l'air et celui-ci pénètre sans difficulté dans les mailles de la coque et jusqu'aux œufs. *b.* Quand l'œuf s'enfonce sous l'eau, il se forme *automatiquement un tube d'adduction au stigmate* qui a juste la longueur nécessaire pour arriver à la surface où l'air est puisé.

Il n'est pas besoin d'insister sur l'avantage d'une telle disposition qui assure le renouvellement de l'air *dans les meilleures conditions* ; toute longueur superflue du tube constituant un espace nuisible.

Il est aussi bien curieux de constater que ce mécanisme de confection d'un tube au moyen d'une gouttière solide hydrofuge et d'une lame liquide est, en dernière analyse, identique à celui qui permet à l'Hydrophile adulte de puiser l'air au moyen de ses antennes et de son appareil stigmatique ventral.

Pendant que le mât se trouve en partie immergé, si on vient à déposer une goutte d'huile au niveau de l'orifice du tube respiratoire, elle est absorbée, mais file aussitôt dans l'épaisseur F de la paroi du mât ; c'est toujours l'application du même principe de capillarité que nous avons déjà rencontré si souvent : un tube capillaire se vide de lui-même dans un autre tube capillaire d'un diamètre inférieur. Le résultat est aussi toujours le même, à savoir la conservation ou le rétablissement automatique de la perméabilité du conduit qui eût été obstrué sans cela par le corps gras.

Il va sans dire que si le mât se trouve complètement immergé, la communication de l'atmosphère interne de la coque avec l'air, est complètement interrompue, mais c'est là un cas qui doit se présenter bien rarement dans la nature, voici pour quelle raison.

Si une pression s'exerce sur la coque (fig. 57 A) dans le sens

de la flèche, on voit celle-ci basculer (fig. 57 B) et s'échapper en glissant dans le sens de la flèche F. Le fait est facile à observer quand on met un insecte aquatique dans le même bocal que la coque ; il ne peut parvenir, malgré tous ses efforts, à se hisser sur la coque, en raison de ce mouvement de bascule et de la surface glissante présentée par la feuille étroitement appliquée sur l'appareil.

Quant au mouvement de bascule, au « chavirement » de l'esquif, si on veut, il résulte de ce fait, que celui-ci est « mal chargé » en raison de la situation des œufs qui sont tous accumulés à une extrémité de la coque ; celle qui naturellement

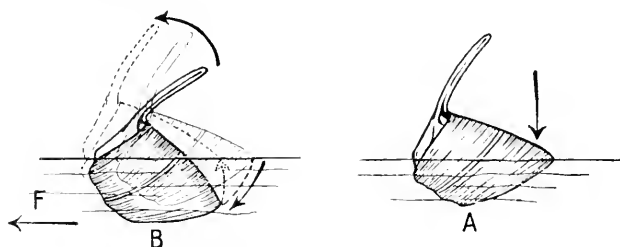


Fig. 57. — Coque d'*Hydrocharis carabodes*.

A : situation normale à la surface de l'eau. Une pression est exercée dans la direction de la flèche.

B : sous l'influence de cette pression, la coque bascule et fuit en se dérobant dans la direction de la flèche F.

plonge le plus dans l'eau et qui est le plus accessible (l'autre extrémité présente une paroi absolument verticale).

Nous n'insisterons pas davantage sur ce véritable mécanisme de défense automatique de la coque contre la submersion. Il est facile d'en comprendre et d'en admirer la perfection, en plaçant l'appareil dans un cristalliseur, dont la surface est garnie de plantes aquatiques. En enfouissant la coque sous l'eau, puis l'abandonnant à elle-même, on la verra gagner la surface en raison de sa faible densité et dans l'immense majorité des cas, le mât parviendra à s'insinuer entre les plantes aquatiques et à établir la communication entre l'air extérieur et l'atmosphère qui entoure les œufs.

Je terminerai par les deux remarques suivantes : Si la coque vient à être blessée, si même, on détache une partie assez

grande de sa surface parcheminée, on constate que pas une goutte d'eau ne pénètre à son intérieur ; en effet, on voit immédiatement que des lames liquides se forment et prennent leur appui sur les fils de soie qui limitent les mailles. L'Hydrophile a inventé le bateau à *cloisons étanches*, mais ici, les cloisons se forment d'elles-mêmes au moment de l'accident et elles sont constituées par des lames liquides ; ce sont là des avantages incontestables sur les bâtiments construits par les hommes.

J'ai enfin remarqué le fait suivant dont je n'ai pu trouver mention nulle part. Les larves après leur sortie de l'œuf, restent à l'intérieur de la coque pendant quarante-huit heures environ ; là, leurs téguments chitineux d'abord très mous se durcissent ; il me semble évident que, pendant ces deux journées, elles dévorent la bourre de soie qui emplit la coque, car, après la sortie des larves, celle-ci est absolument vide. Les larves sortent en pratiquant une ouverture dans la cloison verticale qui est située sous le mât.

Bientôt la coque s'affaisse, les fils de soie ne sont plus là pour former le canevas sur lequel s'appuient les lames liquides, la coque s'emplit d'eau par l'ouverture pratiquée à la cloison verticale ; elle ne tarde pas à couler au fond de l'eau.

*En résumé*, la coque des Hydrophiliens constitue un bateau insubmersible rempli d'air, à multiples cloisons étanches se formant au moment du besoin par des lames liquides.

La communication gazeuse avec l'extérieur est assurée par un véritable stigmatte imperméable à l'eau. Si la coque est entraînée sous la surface, un tube d'adduction pour l'air se forme automatiquement, il atteint juste la longueur nécessaire et suffisante (1).

La protection contre les corps gras solides ou liquides est assurée par les procédés habituels.

On voit ici encore, quel merveilleux parti l'insecte a tiré de

(1) Il serait fort intéressant d'établir une comparaison entre ce tube et celui qui prolonge la partie postérieure des Nêpes et des Ranâtres. Je me réserve de le faire dans un autre travail.

la capillarité. On admirera encore davantage cet appareil si l'on songe qu'il a été construit dans l'eau et avec le seul secours d'une filière située à l'extrémité postérieure de l'abdomen.

### Les chenilles d'*Hydrocampa* et leurs fourreaux.

Nous avons précédemment étudié une chenille aquatique produisant un papillon (*N. stratiotata*). Nous avons montré que cette chenille avait les stigmates tout à fait clos et qu'elle respirait au moyen de branchies trachéennes.

Il existe d'autres chenilles aquatiques appartenant à des genres voisins, mais adaptés à un mode de respiration tout différent, ce sont les chenilles d'*Hydrocampa*.

Après les premiers changements de peau (1), les chenilles de ce genre ressemblent à celles des Pyrales ; elles possèdent 16 pattes et des stigmates bien visibles sur les côtés du corps à leur place habituelle.

Disons tout de suite que ces stigmates sont bien perforés, ainsi que RÉAUMUR (1736, Vol. II, p. 391) l'avait déjà établi. Si, en effet, on les enduit successivement au moyen d'huile, on voit la chenille mourir rapidement (mais moins vite cependant que les larves terrestres). En somme, ces chenilles ne diffèrent en rien d'essentiel des larves terrestres du même groupe. Elles sont cependant admirablement adaptées à la vie aquatique, et voici par quel procédé. Elles ne vivent point à nu dans l'eau comme les chenilles de *N. stratiotata*, mais on les trouve toujours enfermées dans un fourreau qu'elles transportent partout avec elles. Réaumur nous a fait connaître la manière dont elles construisent ce fourreau. La chenille gagne la face inférieure d'une feuille aquatique (*Potamogeton lucens*, par exemple). Elle découpe un segment ovale qu'elle transporte sous une autre feuille ou sous une portion intacte de la précédente ; un nouveau segment est découpé en suivant les contours du précédent.

(1) Nous passons sous silence les premiers états que nous n'avons pu nous procurer.

Ces deux morceaux de feuille sont réunis par des fils de soie, de telle sorte que les deux *faces inférieures* soient tournées l'une vers l'autre ; comme celles-ci sont légèrement concaves, il en résulte que la chenille a ainsi assemblé un fourreau de deux valves (supérieure et inférieure) qui laissent entre elles un espace vide de section elliptique. La chenille s'y loge alors, et se cramponne par ses pattes membraneuses à la valve inférieure. Lorsqu'elle veut manger, elle sort les premiers anneaux de son corps par l'extrémité antérieure du fourreau qui reste libre et elle s'attache au moyen de ses pattes écailleuses aux plantes aquatiques, dont elle fait sa nourriture.

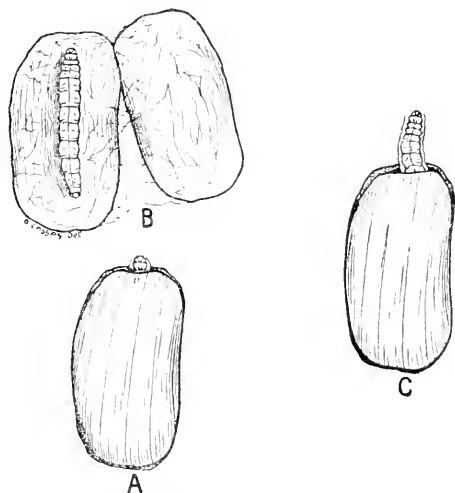


Fig. 58. — Chenilles d'*Hydrocampa nymphenta*.

A : chenille dans son fourreau. Sa tête sort à la partie antérieure entre les deux valves ; B : On a écarté la valve supérieure du fourreau pour montrer la chenille cramponnée à la valve inférieure. On a représenté quelques-uns des fils de soie qui couvrent la face interne des valves. C : chenille qui sort dans l'eau les premiers anneaux hors du fourreau. On a essayé de figurer par un trait la pellicule d'air qui entoure son corps.

Une particularité fort curieuse n'avait point échappé à l'habile observateur qu'était Réaumur : la chenille

se trouve toujours à sec dans son fourreau. Celui-ci contient toujours de l'air et jamais une goutte d'eau. Réaumur s'était demandé par quelle manœuvre la chenille parvenait à vider d'eau son logement ; peut-être le transportait-elle à sec sur une feuille de *Potamogeton* ou de *Nuphar* ? L'observation attentive de l'insecte ne permettait jamais d'assister à cet exercice. Mais en tous cas, l'explication ne se montrait pas satisfaisante pour tous les cas, car, ainsi que le fait remarquer Réaumur lui-même, il arrive que la chenille après avoir découpé le premier segment

de feuille, la première valve de son fourreau la fixe *sous la surface* d'une autre feuille, et s'en tient là. Elle habite alors ce logement fixe, construit et situé entièrement sous la surface de l'eau, et dans ce cas encore, la chenille *s'y trouve toujours à sec*.

Réaumur renonce donc à résoudre la question. Quant à nous, elle ne nous embarrassera guère, après les observations et les expériences faites sur d'autres insectes.

Prenons un fourreau et extrayons sa chenille par l'ouverture antérieure, en prenant soin de ne pas briser les fils de soie qui réunissent les deux moitiés. Remettons ce fourreau dans l'eau en le retirant et en l'entrouvrant de nouveau, nous constaterons que pas une goutte de liquide n'a pénétré à son intérieur. Faisons mieux : ouvrons ce fourreau sous l'eau (1), il s'emplit d'eau ; abandonnons-le à lui-même, l'eau sort du fourreau, celui-ci vient surnager et se remplit d'air instantanément ; sa cavité intérieure ne présente plus la moindre trace d'humidité.

D'après ce que nous avons vu précédemment, il semble donc bien que l'intérieur du fourreau possède un revêtement hydrofuge. Cette propriété appartiendrait-elle à l'épiderme de la face inférieure des feuilles de *Potamogeton*? Certainement non ; il nous suffira d'examiner un fragment de ces feuilles pour nous en convaincre.

Une étude attentive de l'intérieur du fourreau nous permet de tout comprendre : il est garni d'un tissu très serré de soie hydrofuge ; celle-ci est étroitement appliquée sur la face intérieure des deux valves. C'est là un point capital qui paraît avoir échappé aux auteurs qui ont étudié ces insectes, ou tout au moins qui n'a pas suffisamment fixé leur attention.

Dans une espèce voisine : *Cataclysta lemna* L. la chenille construit son fourreau en assemblant une grande quantité de petites feuilles de *Lemna* ; là, le fourreau de soie est tellement apparent qu'il a été bien vu par Réaumur le premier.

(1) Il suffit de presser sur les bords latéraux les deux valves se courbant s'écartent l'une de l'autre.



Portons maintenant notre attention sur la chenille qui est à découvert. Si nous la déposons à la surface de l'eau, nous voyons qu'elle surnage. Si nous l'enfonçons sous l'eau, elle vient de nouveau surnager et, fait singulier, elle apparaît absolument sèche au sortir de l'élément liquide. Tous ses téguments sont hydrofuges.

Et maintenant, l'explication des phénomènes observés se présente d'elle-même à l'esprit. Les espaces vides qui existent entre les téguments de la chenille et l'intérieur du fourreau, forment un système de capillaires à *parois hydrofuges* dans lesquels l'eau n'a nulle tendance à pénétrer, desquels l'eau sort d'elle-même lorsqu'elle y a été introduite.

Si même la chenille est extraite du fourreau, les valves possèdent une telle élasticité et une forme telle, qu'elles se rapprochent suffisamment l'une de l'autre pour ne laisser entre elles qu'un espace capillaire hydrofuge, dans lequel l'eau ne saurait ni pénétrer, ni même se maintenir.

Nous trouvons d'ailleurs une vérification de l'exactitude de notre explication dans ce fait qu'une goutte d'huile déposée à l'entrée du fourreau, pénètre immédiatement à son intérieur par capillarité.

Chose remarquable, en raison de la forme du fourreau, l'huile va se collecter sur les bords de celui-ci, au point de réunion des deux valves, dans l'espace le plus étroit. Une fois de plus, nous trouvons l'application du même principe de capillarité. Ici encore, il est bien adapté à la défense de l'insecte, car le corps gras se trouve ainsi maintenu dans la zone la plus éloignée des stigmates de la chenille.

L'action du vide sur la chenille contenue dans son fourreau, donne lieu à des phénomènes curieux. Le fourreau étant maintenu par un poids au fond de l'eau, faisons un vide progressif avec une trompe. Quelques bulles se dégagent d'abord à la surface des valves et à l'ouverture du fourreau (extrémité antérieure).

Bientôt, la chenille sort sa tête, puis successivement ses

premiers anneaux ; il arrive même qu'elle ne laisse que sa dernière paire de pattes membraneuses, en contact avec la valve inférieure qu'elle ne quitte cependant jamais complètement. La chenille apparaît alors comme entièrement entourée d'une gaine brillante ; c'est un revêtement aérien qui s'attache d'une part à la tête, et d'autre part, sur le bord du fourreau. Il adhère au corps de la chenille d'une manière vraiment *extraordinaire* ; il donne l'impression d'une substance visqueuse ; de temps en temps, une bulle grossit à la partie antérieure, s'allonge, s'étire, se pédiculise lentement et enfin s'échappe. Mais même sous la pression très réduite de 18 millimètres de mercure, l'enveloppe d'air reste complète autour de la chenille.

La cause du phénomène me paraît être celle que j'ai énoncée à l'occasion des Dyticides. La peau de la chenille d'*Hydrocampta* fournira un très bon matériel d'étude pour les glandes hypodermiques et j'ai bien l'intention de l'utiliser plus tard.

Il n'est pas inutile de remarquer que pendant que l'insecte est soumis au vide, pas une seule bulle d'air ne s'échappe au niveau des stigmates, de sorte que si on n'avait que ce seul moyen d'expérimentation à sa disposition, on pourrait bien être induit en erreur, et croire qu'ils sont clos. L'épreuve avec les corps gras permet, comme je l'ai dit, d'affirmer qu'ils sont perméables. Après action d'huile colorée, on la retrouve facilement à l'intérieur des trachées, ce qui vient lever tous les doutes.

Remarquons que les stigmates se comportent ici précisément d'une manière inverse de ceux des nymphes d'Odonates qui sont imperméables aux corps gras et perméables à l'air sous l'action du vide. L'étude soignée de la structure histologique donnera sans doute la clef du phénomène.

Enfin, une dernière question bien curieuse se pose au sujet de l'appareil respiratoire de cette chenille. Comment se renouvelle la provision d'oxygène contenu dans le fourreau ?

Celui-ci, en effet, doit être considéré comme *complètement fermé*, les vides laissés par les fils sur les bords des valves, ou même l'ouverture antérieure sont clos par une lame liquide

qui prend son insertion sur les bords des feuilles. Cette lame liquide est repoussée vers l'extérieur, quand la chenille sort ses premiers anneaux en dehors, mais *elle n'est pas rompue*.

D'ailleurs, quand la chenille habite une cellule située sous une feuille de *Potamogeton* ou de *Nymphaea*, elle reste constamment sous la surface de l'eau. Il paraît donc difficile de comprendre par quel mécanisme l'oxygène peut se renouveler à l'intérieur de cette cellule étanche de laquelle les stigmates ne sortent pas.

On pourrait penser que des échanges gazeux se font par osmose, à travers la paroi des feuilles qui constituent l'habitation. Je crois qu'il faut plutôt songer à un autre mécanisme qui est le suivant : l'assimilation chlorophyllienne continuerait à se produire au niveau des valves et il s'établirait ainsi une sorte de symbiose entre le fragment de plante aquatique et l'insecte qui s'en est emparé, celui-ci produisant du gaz carbonique qui serait bientôt décomposé par la plante.

Il est, en effet, très remarquable de constater que le fourreau conserve sa couleur verte et les fragments de feuille l'apparence de la vie, tant que la chenille vivante l'habite. Si on vient à l'enlever, les valves ne tardent point à se flétrir même lorsqu'on les laisse au contact de l'eau.

Je serais d'autant plus tenté de croire à ce mécanisme qu'il ne doit pas être isolé dans la nature. J'ai souvent observé un fait analogue chez les chenilles mineuses (*Nepticula*, *Lithocolletis*, *Tischeria*, etc.). A l'automne, alors que les feuilles jaunissent, on remarque parfois une tache verte qui a persisté au milieu du limbe décoloré ; un examen attentif permet de constater qu'elle est habitée par une chenille mineuse. Ces larves peuvent ainsi continuer à vivre aux dépens de matériaux élaborés par la feuille, alors que celle-ci est depuis longtemps déjà, tombée à terre. Il y a là un phénomène bien curieux pour l'étude duquel j'ai récolté de nombreux documents, que je ne puis utiliser ici.

Je ferai seulement remarquer que ce mode de respiration

rappellerait beaucoup celui des larves de *Donacia* et d'*Hæmonia* dont j'ai dit quelques mots au début de ce travail. Dans les deux cas, la plante fournirait l'oxygène qu'elle a élaboré à l'insecte qui la dévore.

A tout prendre, le phénomène est celui qui se passe à tout instant sous nos yeux, dans la nature. Ici on pourrait seulement faire remarquer que le *circulus* est à rayon plus court (1).

*En résumé*, les chenilles aquatiques du genre *Hydrocampa* ont conservé la même anatomie que les chenilles terrestres. Dépourvues de branchies, elles possèdent des stigmates perméables en nombre et situation habituels ; leur peau présente des qualités hydrofuges remarquables.

Elles ne vivent pas à nu, mais dans une cellule située sous la surface d'une feuille ou dans un fourreau mobile. Leur logement est toujours garni de soie hydrofuge ; l'eau ne peut donc ni y pénétrer, ni s'y maintenir en cas d'introduction forcée ; la chenille vit donc constamment sous la surface de l'eau, mais cependant, entourée d'air et à sec.

Il semble bien que l'oxygène nécessaire à la respiration provienne surtout de celui qui résulte de l'assimilation chlorophyllienne des valves du fourreau ou de la feuille servant de support à la cellule.

### Étude de l'appareil respiratoire des larves d'Oestre.

Les larves d'Oestre vivent dans le tube digestif des Solipèdes et des Pachydermes.

Il peut donc paraître surprenant, au premier abord, de trouver un chapitre consacré à ce sujet dans un travail sur les « Insectes aquatiques ». J'espère qu'après avoir pris connaissance des pages qui suivent, on m'accordera que les Oestres, à l'état de larves, sont bien des Insectes aquatiques ; et, qu'en outre,

❧ (1) Le cas de la chenille de *Cataclysta lemnata* qui construit son fourreau en assemblant des feuilles de *Lemna* serait encore plus typique. La plante peut ici vivre comme à l'état normal.

de par leur mode d'existence, elles ont subi une série d'adaptations des plus curieuses qui amène leur appareil respiratoire au summum de perfectionnement.

Les Oestres (1) (*Gastrophilus*) (2) sont à l'état parfait des Diptères qui vivent en pleine campagne, dans les pâturages, ne s'approchant guère des villes et semblant ne jamais pénétrer à l'intérieur des écuries. Ce fait explique que, seuls, les animaux qui ont passé la saison chaude dans la campagne sont contaminés. La connaissance de ce détail n'avait pas échappé à la sagacité de Réaumur.

*Mode de contamination.* — Lorsqu'on ouvre le tube digestif des chevaux qui ont vécu dans les conditions énoncées précédemment, on trouve très fréquemment la muqueuse de leur estomac garnie des larves cylindriques que nous allons décrire. Rarement isolées, elles sont presque toujours groupées en amas souvent très denses. Elles ne se fixent point indifféremment sur tous les points de la muqueuse ; leur lieu d'élection paraît être le sac gauche de l'estomac, à la limite des muqueuses blanche et rouge qui garnissent l'intérieur du viscère (Raillet), mais avec une préférence marquée pour la première. Chaque larve est enfoncée par la partie antérieure dans une dépression assez profonde au fond de laquelle elle est fixée par deux crochets divergents.

On rencontre aussi des larves d'Oestre dans l'œsophage, et l'intestin, mais en moins grand nombre que dans l'estomac. La différence d'habitat est en relation comme nous le verrons avec une différence spécifique.

Le Cheval n'est pas d'ailleurs le seul animal qui soit envahi par ces parasites. L'Ane, le Zèbre, le Rhinocéros, les Eléphants, le Chameau hébergent aussi des larves d'Oestres qui appartiennent à des espèces différentes dont tous les Insectes adultes ne sont pas encore connus.

(1) De οἰστρος fureur ; allusion à l'excitation produite sur le solipède par l'attaque de l'insecte parfait.

(2) Allusion à l'habitat de la larve.

Comment la larve parvient-elle à l'intérieur du tube digestif de l'hôte ? Une idée erronée a régné longtemps à ce sujet dans la science. Il faut bien avouer qu'elle a été propagée par RÉAUMUR (1738 a) le merveilleux observateur qui ne s'est pas trompé, lui-même, comme on l'a dit, mais qui a été induit en erreur par un faux rapport de Gaspari (1) qui décrit de la manière suivante la ponte de la femelle.

Attiré vers ses juments qui paissaient dans un pré par une agitation insolite de ces animaux qui lançaient force ruades,

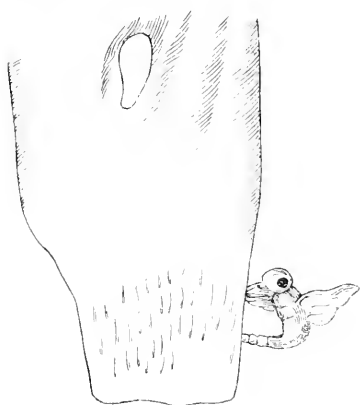


Fig. 59. — *Gastrophilus equi*. Femelle déposant ses œufs sur la partie interne du genou d'un cheval (d'après Joly 1846).

il vit une mouche « voler vers  
« une cavale qui paissait sépa-  
« rée des autres, elle passa sous  
« sa queue et sçut trouver l'a-  
« nus. D'abord elle n'y excita  
« apparemment qu'une simple  
« démangeaison qui déterminoit  
« la cavale à faire sortir le bord  
« de son intestin, à l'ouvrir et à  
« en agrandir l'ouverture. La  
« mouche en sçut profiter, elle  
« pénétra plus avant, et se cacha  
« sous les plis et replis de l'intes-  
« tin. Ce fut apparemment alors

« qu'elle acheva son opération, qu'elle fut en état de faire sa  
« ponte. Peu de temps après, la jument parut devenir furieuse,  
« elle se mit à courir, à faire des sauts et des gambades, elle se  
« jeta par terre ; enfin elle ne devint tranquille, et ne recom-  
« mença à paître qu'au bout d'un quart d'heure.

J'ai tenu à reproduire les paroles de Réaumur, car elles constituent un récit si précis que j'ai peine à croire, pour ma part, que ce soit là pure invention de Gaspari. Peut-être le naturaliste italien a-t-il observé quelque femelle de Diptère, parasite différent de l'Oestre ou, tout au moins des espèces d'Oestre françaises.

(1) Cité par WALLISNERI (1712).

Quoi qu'il en soit, l'accord paraît s'être fait entre les parasitologues au sujet du mode d'infection par les larves d'Oestre. C'est un vétérinaire anglais BRACY-CLARK (1815) qui a bien vu et décrit le premier la ponte de la femelle du *Gastrophilus equi* (Bracy-Clark). Celle-ci choisit sa victime, plane quelques instants au voisinage des téguments, puis, brusquement elle fond sur sa proie et, au moyen de son abdomen recourbé, elle dépose un œuf enduit d'un liquide visqueux qui le fait adhérer à un poil de la région. La même manœuvre se répète à de courts intervalles, de sorte que bientôt elle a ainsi déposé de 4 à 500 œufs. Il arrive souvent que plusieurs de ceux-ci sont étagés sur un même poil (fig. 60). Durant ces attaques répétées, le cheval ne donne aucun signe d'inquiétude.

L'œuf de couleur blanchâtre possède deux extrémités, l'une aiguë et dirigée vers le haut, l'autre tronquée, munie d'un opercule et dirigée vers le bas (o fig. 60).

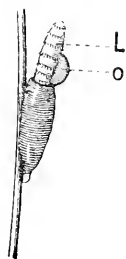


Fig. 61. — Ecllosion de l'œuf de *Gastrophilus equi*.  
o : opercule ; L : larve (d'après JOLY (1846).

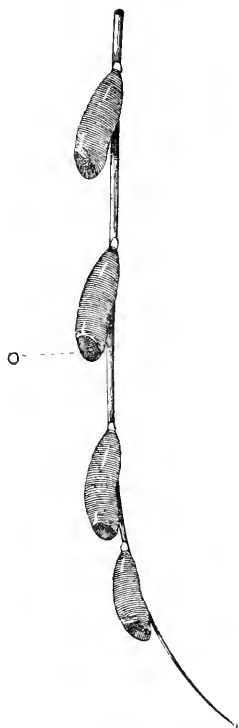


Fig. 60. — Œufs de *Gastrophilus equi*. Bracy Clark fixés par la femelle sur un crin de cheval.

o : opercule d'après Joly (1846).

Après 20 à 25 jours d'incubation, l'opercule de l'œuf se soulève et on voit sortir une jeune larve fusiforme, blanchâtre, composée de 13 segments. Elle est munie sur chaque anneau d'une couronne d'épines dont la pointe est dirigée en arrière (fig. 61). Ces larves se mettent aussitôt à ramper entre les poils

du cheval ; il en résulte un léger prurit qui incite l'animal à se lécher. C'est ainsi que la larve se trouve déglutie et qu'elle arrive dans l'œsophage ou l'estomac sur la muqueuse desquels

elle se fixe au moyen des crochets chitineux divergents dont sa bouche est armée.

Les œufs sont le plus souvent déposés sur des régions des téguments facilement accessibles à la langue du cheval ; mais même si ce n'est pas le cas, les larves ne sont pas fatalement perdues pour cela, car il arrive souvent que des chevaux voisins viennent les happer avec leur langue.

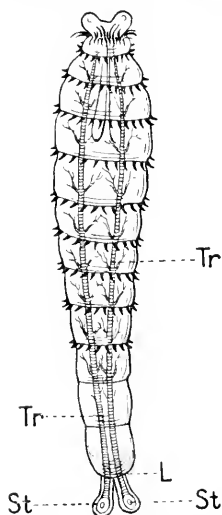


Fig. 62. — Larve de *Gastrophilus equi* âgée de deux jours.

St : stigmata ; Tr : troncs trachéaux longitudinaux qui en partent et qui, sur leur trajet envoient des trachées à tous les organes ; L : lèvre supérieure sous laquelle les stigmata peuvent se rétracter (d'après JOLY (1846)).

Le *Gastrophilus hemorrhoidalis* (L.) procède pour déposer ses œufs d'une manière un peu différente ainsi que l'a établi le même auteur Bracy-Clark. La femelle cachée dans le gazon fond sur le Cheval qui s'approche d'elle en broutant ; elle dépose l'œuf sur les lèvres de l'animal. Chose singulière, le Cheval paraît craindre l'approche de ce parasite beaucoup plus que celui de son congénère précédemment cité. Dès qu'il a senti son contact ou qu'il a seulement perçu son bourdonnement, il part dans une fuite éperdue et se plonge même dans l'eau s'il se sent poursuivi par son ennemi. On prétend que cette espèce de diptère possède une odeur particulière rappelant celle de la tourbe et que ce serait là la cause de la répulsion qu'il inspirerait au Cheval ou tout au moins un des signes qui l'avertirait de sa présence.

*La jeune larve au sortir de l'œuf.* — La jeune larve de l'*Oestrus equi* au sortir de l'œuf diffère beaucoup de ce qu'elle sera plus tard. Elle a été longtemps inconnue.

JOLY (1846, p. 33) paraît être le premier qui l'ait observée en recueillant les œufs déposés sur les téguments des Chevaux et les soumettant aux conditions qui assuraient leur développement. A ce moment, c'est une petite larve fusiforme allongée, blanchâtre et formée de treize segments (fig. 62). La partie



postérieure de chaque segment est garnie d'épines dirigées en arrière. Le dernier segment présente une disposition très particulière et très différente de celle que nous trouverons chez la larve plus âgée. Ici, on remarque deux replis, deux lèvres : l'une supérieure *L*, l'autre inférieure (1) entre lesquelles on voit sortir de temps à autre deux tubes rétractiles terminés chacun par un stigmate. Les deux tubes s'enfoncent dans le corps et courent parallèlement l'un à l'autre d'arrière en avant en envoyant des ramifications latérales très nombreuses et très fines dans chaque anneau.

Joly ne paraît pas avoir déterminé d'une manière précise la manière dont ils se terminent à leur partie antérieure, mais il est très frappant de voir que cette jeune larve qui vit librement ne possède aucune trace de l'appareil stigmatique postérieur si compliqué qu'elle va acquérir dès qu'elle vivra en parasite.

*La larve recueillie dans l'estomac.* — Dès que la jeune larve a pénétré dans les voies digestives, elle subit une première mue qui amène des transformations importantes dans sa forme, sa couleur et surtout dans la constitution de son appareil stigmatique postérieur.

Il ne semble pas qu'on soit fixé avec précision sur le lieu où s'opère cette première métamorphose, mais c'est sans doute au niveau des premières voies digestives, car, jamais on n'a rencontré le premier stade de la larve à l'intérieur de l'estomac. J'ai eu à ma disposition plusieurs centaines de larves, mais, pas une seule ne présentait les deux stigmates séparés que nous venons de décrire.

Il en est de même des auteurs qui ont étudié l'anatomie des larves d'Oestre. ENDERLEIN (1899) auquel nous devons la meilleure étude parue sur le sujet déclare n'avoir jamais pu se procurer ce premier stade. JOLY (1846) et NUMANN (1837) sont les deux seuls auteurs qui paraissent l'avoir observé sur les jeunes larves provenant de l'éclosion des œufs.

(1) Non visible sur la figure.

Ne voulant nous occuper dans ce travail que de la physiologie de l'appareil respiratoire, nous ne décrirons pas ce second stade en détail. Nous allons voir d'ailleurs qu'il diffère très peu du dernier stade.

*Troisième et dernier stade. Anatomie de l'appareil respiratoire.* — Au bout d'un temps qui n'est pas connu avec précision, les larves fixées à la muqueuse de l'estomac subissent une

seconde et dernière mue, elles prennent alors leur dernier revêtement chitineux sous lequel elles achèveront leur vie larvaire.

La larve du *Gastrophilus equi* que nous avons surtout en vue dans ce travail présente l'apparence suivante à ce dernier stade.

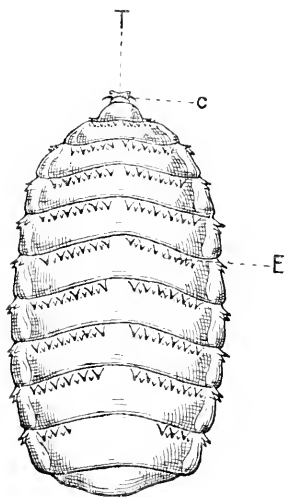


Fig. 63. — Larve de *Gastrophilus equi* vue par la face supérieure.  
*T* : tête ; *C* : crochets qui fixent l'animal à la muqueuse digestive du cheval ; *E* : épines chitineuses noires de deux grandeurs qui garnissent le bord antérieur de chaque anneau.

C'est une larve d'un blanc jaunâtre, ovoïde, atténuée à sa partie antérieure, tronquée à sa partie postérieure. Elle mesure 18 à 20 millimètres de longueur sur 9 millimètres de largeur.

Les téguments sont constitués par une chitine extrêmement épaisse et résistante. Les bords antérieurs de chaque anneau portent des épines chitineuses noirâtres dirigées en arrière et qui servent à la progression de l'animal. La disposition de ces épines constitue un caractère de classification très important qui permet de différencier les espèces voisines.

À la partie antérieure se trouvent fixés deux crochets chitineux noirs, très acérés et divergents entre lesquels s'ouvre la bouche. Ils sont enfoncés dans la muqueuse de l'estomac sur laquelle la larve se trouve ainsi solidement fixée.

L'appareil respiratoire présente une constitution très particulière. Nous allons étudier sa morphologie avec détails avant de

déterminer expérimentalement le rôle de ses différentes parties.

Etant donné l'habitat de la larve, il n'est point inutile de dire avant tout qu'on a affaire à un appareil trachéen muni de stigmates. Cet appareil a été étudié par de nombreux auteurs qui ont émis les opinions les plus inattendues et les plus contradictoires.

C'est ainsi que NUMANN (1837) considère la larve comme possédant un appareil branchial, il décrit les branchies. Nous allons voir dans un instant la cause de cette singulière méprise.

SCHRÖDER VAN DER KOLK (1845) tombe dans la même erreur qui s'explique par la suggestion imposée à ces naturalistes par les conditions de vie de l'insecte qui se trouve une grande partie de son existence immergé dans la bouillie stomacale.

Des auteurs plus anciens et notamment BRACY-CLARK (1797) avaient cependant bien saisi la disposition générale de l'appareil respiratoire, mais leurs observations avaient été méconnues par leurs successeurs.

Je ne donnerai pas la liste complète des travaux parus sur le sujet, on la trouvera dans le mémoire de ENDERLEIN (1899) qui contient une bonne mise au point de la question.

En ce qui touche l'anatomie, je ne diffère d'avis avec cet auteur que sur des points de détails. Il n'en est pas de même quant au rôle physiologique des organes qui ne pouvait être compris que par l'expérimentation.

Celle-ci, n'avait point été sérieusement entreprise, avant le travail que je présente ; si j'en juge tout au moins par les travaux que j'ai pu me procurer.

J'arrive maintenant à la description morphologique de l'appareil respiratoire de la larve.

1° *Bourse stigmatique*. La partie postérieure de la larve de

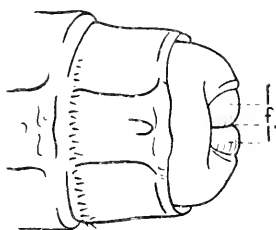


Fig. 64. — Extrémité postérieure de la larve de *Gastrophilus equi* vue de profil. La bourse stigmatique est fermée.

*l* : lèvre supérieure ; *i* : lèvre inférieure ; *f* : fente située à la réunion des deux lèvres.

forme obtuse, comme nous l'avons dit, est constituée par une chitine plus mince que celle qui revêt le reste du corps. Elle est transparente et semble gonflée par un liquide incolore.

En examinant la partie terminale de la larve, on aperçoit une fente horizontale (*f*, fig. 64) limitée par deux lèvres *l*, *l'*, l'une supérieure, l'autre inférieure.

Si on introduit une pointe mousse à travers la fente, on peut facilement écarter l'une de l'autre les deux lèvres qui, à l'état normal sont étroitement appliquées l'une contre l'autre formant une fermeture absolument hermétique.

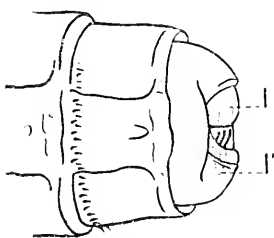


Fig. 65. — Même figure que la précédente, mais la lèvre inférieure *l'* a été réclinée vers le bas de manière à découvrir la plaque stigmatique.

Chacune des lèvres est formée par un repli des téguments constitué par une chitine mince et souple. A l'intérieur du repli, s'est insinué une portion du liquide de la cavité générale, liquide hyalin qui vient gonfler chacune des lèvres, les rendre en quelque sorte turgescentes et assurer leur parfaite coaptation.

**2° Plaque stigmatique.** En réclinant vers le bas la lèvre inférieure plus mobile que la supérieure, on découvre un organe très singulier et dont on ne comprend pas d'emblée la constitution. C'est lui qui a provoqué les méprises que nous avons signalées ci-dessus et dont nous allons nous expliquer l'origine.

Cet organe est constitué par une plaque chitineuse ovale formée de deux moitiés symétriques droite et gauche. Chacune des moitiés a une apparence réniforme ; les deux parties concaves se regardant et formant le centre de la plaque.

Sur chaque moitié, on voit des arceaux courbes (fig. 66 *a*<sub>1</sub>, *a*<sub>2</sub>, *a*<sub>3</sub>), au nombre de trois et courant parallèlement les uns aux autres. Ils paraissent formés d'épaississement, chitineux striés et, à un examen superficiel, ils ont quelque rapport avec des arcs branchiaux. C'est cette apparence trompeuse qui a été

l'origine de l'erreur de Numann et Schröder van der Kolk.

Au centre de la plaque, dans la partie laissée libre par les arcs qui se recourbent, on voit une zone chitineuse mince, lisse et portant en son milieu une dépression (fig. 66 b).

Chez la larve de *Gastrophilus equi* qui vient de muer pour la première fois à la suite de sa pénétration dans les voies digestives, il existe seulement deux arceaux sur chaque plaque au lieu de trois. Chacun de ces deux arceaux est moins incurvé que chez la larve plus âgée.

Il y a d'ailleurs, suivant les genres d'Oestre considérés des différences considérables dans la forme de ces arcades. On en trouvera la description et de bonnes figures dans le mémoire d'ENDERLEIN (1899).

On verra que la larve de *Cobboldia elephantis* qui vit dans l'estomac de l'Éléphant présente des arcades presque rectilignes même chez la larve ayant subi la seconde mue.

Le maximum de complication est au contraire atteint chez la larve du *Gyrostigma rhinocerotis bicornis*, qui vit dans le tube digestif du *Rhinoceros bicornis* de l'Afrique, où les arceaux repliés sur eux-mêmes forment de véritables méandres, les replis des trois systèmes courant toujours parallèlement les uns aux autres.

Isolons maintenant la plaque stigmatique, traitons-la par la potasse caustique à 10 pour 100 à chaud et examinons-la à un grossissement suffisant. Nous verrons que chacun des

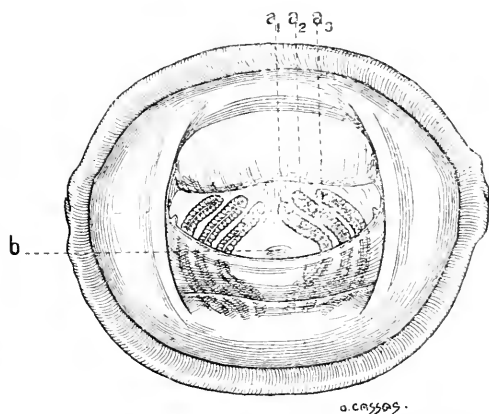


Fig. 66. — Extrémité postérieure de la larve de *Gastrophilus equi* vue de face. La lèvre inférieure de la bourse stigmatique a été réclinée vers le bas laissant à découvert la moitié supérieure de la plaque stigmatique. La moitié inférieure se voit par transparence à travers le bord mince de la lèvre inférieure.  
a, a2 a3 : les trois fentes stigmatiques courbes.

arceaux courbes est formé de deux bourrelets latéraux entre lesquels se trouve une dépression, une fente (pl. III, fig. 19 f).

Un examen attentif de la fente montre que ses bords ne sont pas lisses, mais garnis de prolongements chitineux extrêmement fins disposés comme les dents d'un peigne. La largeur de la fente est de 8  $\mu$ , 5 ; mais l'espace libre laissé entre deux dents contiguës du peigne chitineux n'est que de un demi  $\mu$  environ (pl. III, fig. 20).

Si on vient à presser sur la larve immergée après avoir mis à nu la plaque stigmatique, on voit des bulles d'air qui viennent perler le long de la fente et qui restent adhérentes aux dents chitineuses ; la pression cessant, les bulles d'air rentrent à l'intérieur du corps de la larve.

Cette simple observation nous enseigne que les fentes représentent les ouvertures stigmatiques postérieures des larves d'Oestre, ce qui avait été bien vu dès l'année 1797 par Bracy-Clark.

Quant aux dents chitineuses très fines et très serrées qui garnissent les bords de la fente, elles constituent un filtre destiné à empêcher la pénétration des particules même très ténues qui pourraient arriver au contact de la plaque stigmatique. Nous allons voir que ce moyen de préservation n'est pas le seul dont disposent nos larves.

Les bords épaissis de chaque stigmatite présentent de place en place des traits foncés se correspondant exactement de chaque côté de la fente. Ce sont des épaississements chitineux ordinairement rectilignes et terminés en pointe du côté de la lumière stigmatique. Au point où les arcades stigmatiques s'incurvent, on voit quelquefois ces bâtons chitineux se bifurquer sous forme d'Y (pl. III, fig. 19 e').

Ces bâtons, ces crochets chitineux font partie d'un appareil plus compliqué qu'il nous faut apprendre à connaître maintenant. Pour en comprendre la structure, il faut combiner l'examen de la plaque stigmatique vue à plat et rendue transparente par traitement par la potasse et inclusion dans la gélatine glycé-

rinée et les coupes faites perpendiculairement à la surface de cette plaque.

On voit alors que l'appareil complet peut être représenté par le schéma ci-contre (fig. 67).

C'est une sorte d'étrier dont la sole *s* serait tournée vers le haut et appliquée sur les bords de la fente stigmatique.

C'est sur cette sole que repose le crochet chitineux *e*. Les deux branches de l'étrier s'incurvent vers le bas en s'amincissant et s'unissant à une petite plaque losangique *p* représentée sur le schéma en projection verticale et isolée au-dessous en projection horizontale *p'*. La hauteur totale de l'appareil atteint environ 90  $\mu$  chez la larve de *Gastrus equi*.

Quel est le rôle physiologique de cet appareil. ENDERLEIN (1899) s'est livré à de longues discussions à ce sujet.

Pour lui, ces étriers placés en file le long de la fente stig-

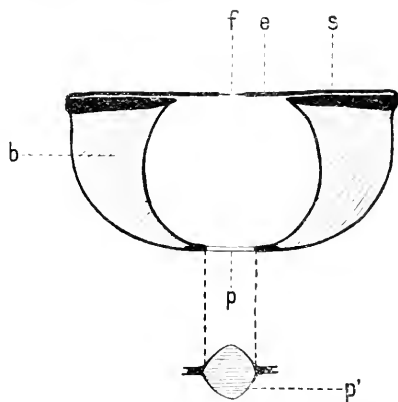


Fig. 67. — Larve de *Gastrus equi*. Etrier de la plaque stigmatique (schéma).

*s* : sole de l'étrier ; *b* : branches de l'étrier ; *p* : plaque losangique vue de profil ; *p'* : la même plaque rabattue en projection et vue de face ; *e* : crochet chitineux ; *f* : fente stigmatique.

matique constituent un appareil de soutien qui donne de la rigidité aux bords de la fente et les empêche de s'écarter l'un de l'autre. Si la fente pouvait en effet s'élargir, dit en substance l'auteur cité, les liquides qui entourent la plaque s'introduiraient dans les voies respiratoires.

J'avoue ne pouvoir me rallier à cette théorie. La fente *f* constitue en effet un espace capillaire de très faibles dimensions. Comme dans tous les stigmates la chitine qui limite les bords de cette fente ne se laisse pas « mouiller » par l'eau et les liquides analogues ; ceux-ci n'auront donc aucune tendance à envahir l'appareil respiratoire. Quant aux autres, corps gras ou en

général liquides capables de mouiller la chitine, ils pénétreront par la fente capillaire dès qu'ils arriveront à son contact ; le fait qu'elle peut devenir moins large à un moment donné ne peut s'opposer à leur pénétration, c'est même le résultat contraire qui aurait lieu.

J'estime que l'étrier a un autre rôle, qui est révélé par sa forme même. Il constitue en effet une sorte de ressort en forme de fer à cheval. D'après sa disposition, on voit immédiatement que, sous l'influence d'une pression s'exerçant de l'extérieur vers l'intérieur, les branches du fer à cheval tendent à se rapprocher et à rétrécir l'ouverture de la fente. Une pression s'exerçant en sens inverse de l'intérieur vers l'extérieur, tendra au contraire à agrandir l'ouverture de la fente.

En somme, il semble qu'il y ait là un mécanisme simple et efficace qui s'oppose automatiquement à la pénétration des particules solides ou des parasites à travers la fente et qui, au contraire, permet l'expulsion (sous l'influence de la sortie d'un peu d'air) des mêmes particules qui auraient pu franchir la fente stigmatique malgré son étroitesse et les cils chitineux qui la garnissent.

En raison des dimensions de la fente (environ un  $\mu$ ), il n'est malheureusement pas possible de procéder à la vérification de cette théorie, la lumière stigmatique ne peut s'apercevoir nettement qu'au moyen d'un objectif puissant et sur la plaque séparée de l'animal.

Mais la disposition anatomique est tellement simple qu'on peut, sans crainte de se tromper, lui attribuer le rôle mécanique que je viens d'exposer.

Nous connaissons maintenant suffisamment la surface postérieure ou externe de la plaque stigmatique. Retournons-la, et examinons sa face interne.

A un faible grossissement, on aperçoit déjà que cette face possède une sorte de revêtement velouté. En grattant avec une aiguille à disséquer, on détache facilement quelques particules de cette couche veloutée. L'examen à un fort grossissement



montre qu'elle est constituée par un feutrage de lames chitineuses jaunes anastomosées.

L'ensemble forme une sorte de tissu spongieux qui double la plaque stigmatique sur sa face interne (pl. III, fig. 21. *Pl.sp.*)

Toutes les lames n'ont pas la même dimension. Il y a de grosses travées (pl. III, fig. 22 *aa*) desquelles partent des travées secondaires *b* qui se subdivisent et s'anastomosent entre elles.

On trouvera dans ENDERLEIN (1899) (fig. 12 et 13 *T. I*) des figures qui donneront la disposition générale de l'appareil et la manière dont est assurée sa solidarité avec la plaque stigmatique.

Ce qui nous intéresse, c'est que ce revêtement de chitine spongieuse double complètement la plaque stigmatique, qu'il existe en particulier *au niveau des fentes stigmatiques*, et que c'est précisément derrière ces fentes que ses mailles formées par les lames secondaires *a* présentent les dimensions les plus larges. Au contraire, les fines travées *b b* correspondent aux intervalles qui séparent les fentes stigmatiques (pl. IV, fig. 27).

Nous déterminerons plus loin expérimentalement le rôle physiologique de cette chitine spongieuse.

En examinant la face interne de la plaque stigmatique, on voit que, sur son pourtour règne une formation particulière, c'est un anneau aplati (pl. III, fig. 21 *a n*). Son bord externe s'insère sur le pourtour de la plaque stigmatique. Il présente des prolongements dirigés vers son centre situés suivant son diamètre vertical.

C'est en somme un diaphragme adhérent par son pourtour à la plaque stigmatique et libre à son centre qui porte un large orifice. Il est appliqué sur la chitine spongieuse qu'il double dans sa zone périphérique. Dans la figure 21, planche III, on a supposé qu'il en avait été écarté par traction.

Sa structure est identique à celle de la lame de chitine spongieuse dont il ne constitue en somme qu'une dépendance.

3° *Chambre à air* ou *Atrium*. Si, partant de la plaque stigmatique, nous nous dirigeons vers l'intérieur de la larve, nous tombons dans une sorte d'atrium auquel les auteurs allemands donnent le nom de *chambre à air* (*luftkammer*).

C'est une sorte de vestibule fermé à sa partie postérieure par la plaque stigmatique doublée de son revêtement de chitine spongieuse et, à sa partie antérieure, par un diaphragme percé de plusieurs ouvertures de diamètre très inégal. Ces ouvertures sont l'origine des trachées qui vont parcourir le corps pour aller se ramifier dans tous les organes. L'atrium a lui-même la valeur morphologique d'une énorme trachée constituée par la réunion de toutes les grosses trachées du corps.

*Diaphragme d'origine des trachées*. — Détachons la paroi antérieure de l'atrium et examinons ce diaphragme successivement sur ses deux faces.

La face postérieure, celle qui forme la paroi antérieure de l'atrium, pl. III fig. 21 et pl. IV fig. 24 se présente sous la forme d'un cercle divisé en deux parties symétriques par un diamètre vertical.

Chacune des moitiés est percée d'un certain nombre d'orifices de diamètre très inégal.

Nous distinguerons : 1° A la périphérie quatre gros orifices (pl. IV, fig. 24, *tc*, *tc*) ovales ou plutôt piriformes avec la partie atténuée dirigée vers le centre du cercle qui les contient. Leur grand diamètre mesure en moyenne : 0,8 mm.

Ce sont les origines d'énormes *trachées coniques* que nous décrirons dans un instant. La paroi interne de ces gros tubes apparaît comme criblée d'une multitude de petits trous (pl. IV, fig. 24, *p p*) origines de fines trachées.

2° Au centre, un orifice plus petit de forme triangulaire (pl. IV, fig. 24 *t.i.l*). C'est l'origine commune des *trachées latérale* et *intestinale* sur lesquelles nous allons revenir aussi. Immédiatement au-dessous de cet orifice, on en voit un plus petit qui, d'après ENDERLEIN (1899, p. 250) serait l'origine de la trachée intestinale, distincte pour lui de l'origine de la trachée latérale.

Il y a là un point d'anatomie fine que je n'ai pu solutionner avec une certitude absolue, j'ai bien cru voir que les deux trachées avaient une origine commune ; mais en tous cas, ce point de détail n'a qu'une importance tout à fait secondaire pour le rôle physiologique auquel nous nous plaçons.

3<sup>o</sup> A la périphérie et aux extrémités des diamètres vertical et horizontal, deux trachées (pl. IV, fig. 24 *ta, ta*) que nous nommerons *trachées accessoires*. Ce ne sont que des dépendances des trachées coniques qui se sont individualisées sur une faible longueur. Au centre, on remarque aussi deux trous, origines de semblables trachées accessoires. Ce serait le plus élevé de ces orifices qui, pour Enderlein serait l'origine de la trachée intestinale).

*En résumé*, chaque moitié du diaphragme nous présenterait cinq orifices principaux, dont quatre très gros conduiraient dans les trachées coniques et dont le cinquième conduirait à la fois dans la trachée latérale et dans la trachée intestinale.

Retournons maintenant notre diaphragme, et examinons sa face antérieure, celle qui est tournée vers la tête de la larve, celle par conséquent qui est en dehors de l'atrium (pl. IV, fig. 25).

L'aspect est très différent de celui de la face que nous venons d'étudier. Toute la surface du diaphragme est couverte de petites vésicules ovales pressées les unes contre les autres. Au milieu de l'inextricable confusion de ces petits organes émergent de grosses trachées qui ont été sectionnées lors de la dissection de l'organe et qui restent béantes, rigides et arrondies en raison de leur structure et de l'épaisseur de leurs parois. Sur chaque moitié du cercle, nous retrouvons :

1<sup>o</sup> A la périphérie, les quatre énormes *trachées coniques* (pl. IV, fig. 25 *tc*).

2<sup>o</sup> Au centre, deux trachées : une supérieure plus grosse, la *trachée latérale* (*t. l.*) ; une inférieure plus petite, la *trachée intestinale* (*t. i.*)

*Distribution des trachées aux organes de la larve.*

Nous connaissons l'origine des différentes trachées ; il nous faut suivre maintenant chacune d'elles et voir quel est l'organe qu'elle va approvisionner d'air.

(Voir pour ce qui suit (pl. III, fig. 21).

Fixons une larve sur une cuvette à dissection, et ouvrons-la par la partie dorsale. Le corps de l'insecte va nous apparaître comme bourré, farci de petites houppes qui couvrent tous les organes, s'insinuent entre eux et les masquent à la vue. Ces houppes sont de deux sortes. Celles de la partie antérieure de l'animal et qui existent sur les deux tiers de sa longueur sont formées par des organes graisseux typiques, réserves accumulées par la larve pour être remaniées au temps de la nymphose et servir à l'édification des nouveaux tissus de l'insecte parfait. Ces organes graisseux forment des amas d'un blanc jaunâtre (*Cl. g.*).

Dans le tiers postérieur de la larve, nous remarquons au contraire des organes rappelant les précédents par leur forme et leur disposition, mais teints d'un pigment rouge. Ce sont les *cellules trachéales* (*Cl. tr.*) vues par les auteurs anciens, Enderlein en particulier, et étudiées récemment avec beaucoup de soin par PRENANT (1900).

En écartant les cellules trachéales et les organes graisseux, on découvre sur la ligne médiane le tube digestif de l'animal (*i*) qui était absolument dissimulé par les organes précédents. C'est un tube blanchâtre d'un calibre relativement faible s'étendant de la bouche à l'anus presque en ligne droite ; on remarque seulement une circonvolution vers le milieu de l'organe. Il est entouré de filaments jaune clair ; ce sont les tubes de Malpighi. Enfin, sur les parois du corps, fixés à la partie interne de l'enveloppe de chitine, existent les muscles moteurs de la larve.

(Connaissant la topographie générale des organes de la larve, nous pouvons maintenant aborder l'étude de la distribution des trachées.

1<sup>o</sup> *Trachées coniques*. — Ce sont d'énormes troncs qui sont tous construits sur le même plan (*t. c.*). A leur origine, ils

mesurent environ 0,70 mm. de diamètre. Ils se dirigent d'arrière en avant en conservant une direction rectiligne et en diminuant rapidement de calibre pour se terminer en pointe au tiers postérieur de l'animal. Ils ont donc la forme d'un cône allongé ce qui leur a valu leur nom. Le tronc conique émet sur sa continuité un grand nombre de très courtes branches latérales qui se divisent très près de leur origine pour fournir un bouquet de trachées. Celles-ci pénètrent à l'intérieur d'une grosse cellule nucléée et s'y ramifient très richement. La grosse cellule a son protoplasma teint en rouge par un pigment, elle constitue la *cellule trachéale* que nous connaissons déjà et sur laquelle nous reviendrons plus tard.

Les trachées coniques ne fournissent *que les cellules trachéales* ; c'est là un fait très net, très important, croyons-nous, pour la physiologie de la larve et que les auteurs qui ont étudié avec le plus de soin l'appareil respiratoire de la larve d'Oestre n'ont pas mis suffisamment en évidence. Quand, dans une dissection, on coupe et on écarte les quatre trachées coniques, on enlève en même temps les organes rouges de la larve, les cellules trachéales.

2° *Trachée latérale.* (pl. III, fig. 21 *t. l.*). — De chaque côté du corps existe une longue trachée d'un calibre plus faible que celui des précédentes, et qui se dirige vers la partie antérieure de la larve en conservant à peu près le même diamètre. Elle traverse les bouquets colorés des cellules trachéales sans leur fournir aucune branche d'un calibre important.

Arrivée au niveau des organes adipeux, la trachée latérale leur envoie de nombreux rameaux. Elle continue son trajet en fournissant des canaux aériens aux muscles de la paroi du corps ; enfin, après avoir formé une sorte d'anse, elle se termine par un organe très spécial : l'*appareil stigmatique* antérieur qui vient déboucher sur le fond d'un entonnoir cylindrique ; celui-ci s'ouvre lui-même sur le tégument extérieur à l'intersection des deux premiers segments.

Les zoologistes qui nous ont donné de bonnes études de la

larve d'Oestre : Enderlein et Prenant, par exemple, insistent sur ce fait qu'un examen attentif des corps adipeux permet de saisir tous les intermédiaires entre ceux-ci et les cellules trachéales ; il y a une transition progressive entre les deux organes, la teinte rouge s'atténuant peu à peu pour disparaître finalement lorsqu'on s'avance vers la partie antérieure de la larve. La même gamme s'observe lorsqu'on invoque les caractères microscopiques de la cellule, nous y reviendrons. Il est donc

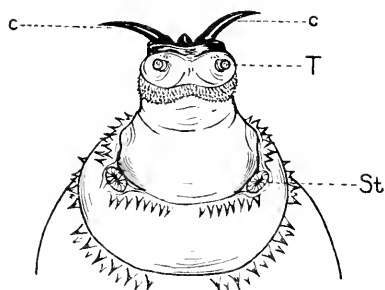


Fig. 68. — Extrémité antérieure de la larve de *Gastrophilus equi*. On a exercé une pression assez énergique sur la larve de manière à faire saillir la tête et le premier anneau.

*T* : tête ; *c, c* : crochets ; *St* : ouverture de l'entonnoir chitineux au fond duquel se trouve l'appareil stigmatique antérieur.

remarquable et nous ne saurions trop insister sur ce point, qu'il y ait une séparation nette entre les deux organes au point de vue de l'origine des trachées qui leur fournissent les gaz de la respiration (1).

### 3<sup>o</sup> Trachées intestinales. —

D'un calibre encore plus faible que celui des précédentes, les deux trachées intestinales s'accollent au tube digestif le long duquel elles envoient des branches secondaires, de nombreuses

ramifications qui rampent à sa surface et vont se perdre dans ses tissus.

### *Appareil stigmatique antérieur.*

Nous avons vu que la trachée latérale se terminait à sa partie antérieure par un organe particulier auquel nous avons donné le nom d'*appareil stigmatique antérieur*. Il nous faut revenir sur ce point et décrire cet appareil dont la structure est très particulière.

Si nous examinons avec attention une larve adulte mesurant à peu près deux centimètres de longueur, nous remarquons

(1) Il va sans dire que quelques trachées capillaires établissent de rares anastomoses entre les deux systèmes. C'est un fait trop général chez les Insectes pour qu'il présente une exception ici.

au niveau du sillon qui sépare le premier du second anneau une petite dépression circulaire dans la chitine épaisse qui constitue la paroi du corps.

A ce niveau, les épines chitineuses qui garnissent le bord antérieur du deuxième anneau sont interrompues.

Rien n'apparaît au fond de cette dépression dont les bords sont plissés comme s'il y avait là un sphincter qui empêche de pénétrer plus avant. Sur certaines larves dont la peau est translucide, on peut apercevoir à ce niveau à l'intérieur du corps la longue *trachée latérale* qui vient se terminer dans un organe jaunâtre, mais dans la plupart des cas, la peau doublée des muscles est trop épaisse pour qu'on puisse apercevoir rien de net.

Il y a cependant un moyen de mettre en évidence l'organe qui nous occupe et que les auteurs déclarent très difficile à étudier parce que très compliqué et très difficile à isoler par la dissection au milieu des tissus environnants. Le procédé consiste à prendre la larve d'Oestre entre ses doigts et à la presser d'abord doucement, puis plus fort en s'avancant progressivement vers la partie antérieure. On refoule ainsi le liquide cavitaire dans la partie antérieure de l'animal qui se trouve gonflée et turgescence. En accentuant peu à peu la pression, en prenant le temps de fatiguer la résistance des tissus, on voit bientôt deux corps ovales apparaître au fond de la dépression ; ils sortent de plus en plus et forment bientôt deux prolongements de chaque côté de la partie antérieure de l'animal, deux sortes de cornes.

Par cette manœuvre, nous avons énuclée l'appareil stigmatique antérieur qui se trouvait à l'intérieur du corps, au fond d'une profonde invagination des téguments chitineux.

Il est possible également, par une dissection attentive sous la loupe binoculaire, en suivant la longue trachée latérale d'arriver à l'appareil stigmatique et de l'isoler, mais il est alors enveloppé par une gaine de chitine mince et transparente formée par l'invagination de la chitine tégumentaire.

L'appareil se présente sous une forme très singulière. La lon-

gue trachée latérale blanche et soyeuse après avoir abandonné quelques ramifications aux tissus voisins forme un repli ; c'est grâce à celui-ci que peut avoir lieu l'énucléation précédemment décrite. On voit en ce point la trachée se teindre de jaune brunâtre, puis elle présente un rétrécissement marqué par un anneau épais et brunâtre (pl. IV, fig. 26 a).

C'est sur cet épaississement circulaire que vient s'insérer la gaine de chitine mince et transparente ; c'est à cet anneau que se termine la trachée et, morphologiquement, le reste de l'appareil que nous allons décrire fait partie de la surface extérieure de la larve.

Cet appareil est un stigmate, mais extrêmement modifié dans sa forme. On peut le comparer avec assez d'exactitude à ces champignons ascomycètes auxquels on a donné le nom de *Morilles*.

Le pied du champignon est formé par une tige cylindrique jaunâtre qui continue la trachée ; elle a environ 0 mm. 3 de diamètre. A un grossissement suffisant, sa surface paraît criblée de petits trous. A son extrémité la tige est coiffée par un épanouissement de chitine qui représenterait la tête de la Morille. Celle-ci est gaufrée et rappelle une tête de chou-fleur.

Sous la tête, la tige se subdivise en plusieurs branches qui divergent pour aller se perdre dans les différentes régions de l'organe. La longueur totale de l'appareil stigmatique de la naissance de la tige au sommet de la tête varie suivant les individus de 1 mm. 3 à 1 mm. 5.

A la surface du renflement formé par la tête, on aperçoit à un grossissement de 200 diamètres un grand nombre de petites ouvertures ovales qu'on peut avec assez d'exactitude comparer à de petites boutonnières. Leurs diamètres extérieurs mesurent 37  $\mu$  5 et 22  $\mu$  5.

Elles sont percées d'une fente qui varie un peu suivant les conditions de l'observation ; sa largeur moyenne est environ de 8  $\mu$ .

En dilacérant l'organe, on voit que ces boutonnières font



communiquer le milieu extérieur avec un tissu spongieux formé d'un amas de mailles chitineuses. Ce tissu est à peu près identique au tissu spongieux que nous avons observé à la partie interne de la plaque stigmatique postérieure.

En résumé, on voit que la longue trachée latérale se termine en avant par un appareil très spécial qui n'est qu'un stigmate modifié. L'ouverture de celui-ci s'est fragmentée en une multitude de petites ouvertures en forme de boutonnières réparties à la surface d'un organe dont l'apparence rappelle celle d'une tête de Morille. Dès qu'on a franchi une de ces boutonnières, on tombe dans un tissu chitineux spongieux et il faut traverser ce feutrage qui remplit la tête de la Morille et sa tige pour parvenir dans la lumière de la trachée latérale.

(Il m'a semblé utile de donner une description détaillée et une figure soignée de cet appareil, car il est médiocrement décrit et représenté dans les mémoires des auteurs qui ont étudié la larve d'Oestre. ENDERLEIN (1899, Taf II, fig. 26) a donné une figure assez médiocre de cet appareil stigmatique).

*Cellules trachéales.* — Il nous reste, pour terminer la description de l'appareil respiratoire de larve d'Oestre, à décrire avec plus de précision que nous ne l'avons fait les cellules très spéciales qui garnissent toute la longueur des trachées coniques.

Ce sujet a été traité récemment avec une grande compétence histologique par PRENANT (1900). On trouvera dans son mémoire la bibliographie complète du sujet.

Nous avons vu précédemment que chez la larve de *Gastrophilus equi* au dernier stade, les cellules trachéales se présentent sous forme d'une masse rouge occupant la partie postérieure de l'animal. Elles sont appendues en grappes tout autour des trachées coniques.

Il nous faut maintenant examiner avec plus de soin un de ces petits organes. La cellule trachéale présente une apparence oviforme. Elle mesure environ 180 à 200  $\mu$  de longueur, mais sa taille est variable, et certaines de ces cellules atteignent 300  $\mu$ .

et plus. C'est donc un très gros élément parfaitement visible à l'œil nu. Chez les *Cobboldia*, qui vivent dans l'estomac de l'Éléphant, les cellules trachéales ont jusqu'à un millimètre de longueur :

On peut leur distinguer deux pôles : l'un pénétré par la ramification de la trachée conique, c'est le *pôle proximal* ; l'autre ou *pôle distal* est situé à l'autre extrémité de la cellule.

La ramification de la trachée striée après avoir pénétré dans la cellule se divise en deux ou trois branches secondaires qui se ramifient aussitôt pour donner naissance à une multitude de trachées de plus en plus fines, qui bientôt deviennent capillaires et perdent leur fil spiral. Cette foule de tubes capillaires intriqués et anastomosés entre eux chemine dans le protoplasma de la grosse cellule trachéale, emplissant toute la zone périphérique de l'élément et enveloppant, sans y pénétrer, la partie centrale qui contient le noyau.

Toutes ces fines trachées se dirigent vers le pôle distal de la cellule. Mais quel est leur mode de terminaison ? Prenant à minutieusement étudié la question au moyen de la technique des coupes en série, après fixation et coloration par les méthodes les plus perfectionnées et les plus appropriées au sujet.

Dans un premier travail PRENANT (1899) arrivait à cette conclusion que les dernières ramifications étaient en continuité avec des filaments pleins électivement colorables qui sont noyés dans le protoplasma de la cellule trachéale. Dans un travail postérieur, le même histologiste abandonne sa première opinion ; les filaments sont constitués par une différenciation morphologique du protoplasma et sont indépendants des trachées, ou tout au moins, ils ne sont point en continuité avec elles. Il n'arrive d'ailleurs pas à une solution ferme touchant le mode de terminaison ultime de ces canaux capillaires ; voici sa conclusion : « Je puis dire seulement que les dernières divisions des  
« trachées sont extrêmement fines et que les trachées ne se ter-  
« minent pas par un réseau, mais doivent avoir une terminai-  
« son isolée ».

J'ai essayé de me faire une opinion personnelle sur la question. Désespérant de tirer un meilleur parti que M. Prenant de la technique des coupes, pensant d'ailleurs que le meilleur moyen d'établir le mode de terminaison d'un filament était, peut-être, d'essayer de suivre sa continuité, j'ai pratiqué l'examen des organes frais, puis macérés dans divers liquides.

L'examen à un grossissement moyen des cellules trachéales plongées dans le sang de la larve révèle d'abord un détail de morphologie qui paraît avoir échappé à M. Prenant. Souvent à son pôle distal la grosse cellule trachéale présente un prolongement constitué par la gaine de la cellule qui s'étire en ce point entraînant avec elle et à son intérieur une partie du protoplasma de la cellule. A l'intérieur du petit tube ainsi formé, on voit souvent cheminer une ou plusieurs trachées capillaires qui sont manifestement le prolongement de quelques-unes de celles que nous avons vu converger au pôle distal de la cellule.

Le prolongement cellulaire ainsi constitué se dirige vers une des cellules trachéales voisines et se continue avec un prolongement semblable émané de cette cellule, établissant une communication, une *anastomose trachéenne* entre deux cellules voisines.

Il arrive quelquefois que le prolongement décrit ne part pas du pôle distal de la cellule, mais d'une zone voisine ou même de sa partie latérale. Il n'est pas rare non plus de constater que plusieurs prolongements émanent d'une même cellule qui est ainsi mis en rapport trachéen avec plusieurs cellules voisines.

Ces faits ont d'ailleurs été vus par ENDERLEIN (1899) et les figures 21 et 26 de son mémoire en donnant une idée assez exacte.

Il est très difficile de dire si *toutes* les cellules trachéales sont ainsi en rapport avec les cellules voisines. On comprend en effet que dans le cours de la dissociation, beaucoup de ces prolongements délicats et fragiles sont brisés ; d'autre part, le processus protoplasmique peut prendre sa source en un point de

la grosse cellule caché à l'observateur et échapper ainsi à l'observation.

Quoi qu'il en soit, un grand nombre des cellules trachéennes, sinon toutes sont, par ces anastomoses, mises en relation respiratoire avec les cellules voisines.

*Terminaison ultime des trachées.*

Je vais maintenant exposer le résultat de mes recherches personnelles sur cette question.

Le problème de la terminaison ultime des trachées dans les divers tissus des Insectes s'est posé depuis longtemps, et malgré de nombreux travaux dus à d'habiles histologistes, il n'a pas encore reçu de solution définitive.

Remarquons d'abord que le problème comprend deux faces nettement distinctes :

1<sup>o</sup> Les terminaisons ultimes des trachées sont-elles ouvertes ou fermées ?

2<sup>o</sup> Ces terminaisons sont-elles *intra* ou *inter*-cellulaires ?

Je vais d'abord examiner la première question.

Il est évident que la technique employée joue ici un rôle primordial.

On peut essayer comme plusieurs histologistes l'on fait, en particulier WISTINGHAUSEN (1890) d'injecter les capillaires trachéens. J'ai fait moi-même de nombreuses tentatives dans cette voie. L'injection des gros troncs trachéens par les stigmates est facile à réaliser. Nous avons vu qu'il suffit pour obtenir ce résultat de couvrir les stigmates d'un liquide capable de mouiller la chitine hydrofuge du pérित्रème. Si, à un tel liquide (huile, eau de savon, etc.), on incorpore des particules très fines comme le carmin ou le noir de fumée, on suit parfaitement le trajet des trachées de gros et moyen calibre, mais dès qu'on arrive aux ramifications capillaires, le liquide se fragmente en une suite d'*index* qui s'arrêtent bien avant la terminaison ultime. Celle-ci contient en effet des gaz et notamment de l'azote qui forme un obstacle insurmontable à une pénétration plus complète du liquide. Même résultat si au lieu de liquide tenant

en suspension des particules on injecte une solution de matière colorante non diffusible comme le bleu de Prusse.

On peut, à la vérité, supprimer l'azote en faisant respirer l'insecte dans une atmosphère d'oxygène pur ; les trachées au bout d'un temps suffisant ne contiennent plus alors que du gaz carbonique et de l'oxygène ; mais ce dernier gaz offre à la pénétration du liquide un obstacle très grand et son absorption nécessite l'emploi de liquides qui altèrent et détruisent les tissus sur lesquels on opère.

Je ne rapporterai pas le détail des tentatives que j'ai faites dans cette voie, car elles sont restées jusqu'à présent sans résultat digne d'être retenu.

Il existe un deuxième mode de recherche qui a été employé par Prenant dans son travail déjà cité. Il consiste à fixer convenablement le tissu à étudier, puis à colorer les coupes obtenues par une couleur qui présente une affinité particulière pour les trachées. On a vu que, malgré la grande habileté de cet histologiste, le résultat obtenu, de son propre aveu, ne permettait pas de tirer une conclusion certaine pour le problème posé.

La raison de ceci me paraît simple. Si, en effet, la méthode des coupes me semble parfaitement appropriée à la solution de la terminaison inter ou intra-cellulaire des trachées, il n'en est plus de même en ce qui concerne le sort de la portion ultime du capillaire trachéen. Les coupes en série elles-mêmes ne sauraient fournir une conclusion indiscutable à ce point de vue ; la terminaison ultime d'un filament d'une telle ténuité a beaucoup plus de chance d'être fixée avec précision si on peut suivre le capillaire trachéen *dans sa continuité*. Telle est la donnée qui nous a inspiré dans la recherche d'une technique appropriée à la solution de cette difficile question.

En examinant des fragments de tissus d'insectes à l'état frais à l'ultra-microscope (condensateur parabolique de Zeiss), j'ai été frappé de l'admirable netteté avec laquelle les capillaires trachéens les plus ténus se détachaient sur le fond de la préparation.

Lorsqu'ils sont intacts, c'est-à-dire remplis d'air, ils apparaissent comme des lignes extrêmement brillantes ; on peut d'ailleurs parfaitement distinguer les trachées de gros et moyen calibre qui possèdent un fil spiral des trachées capillaires qui ont perdu cet épaississement de la paroi. Au contraire, dès qu'une trachée, même du calibre le plus ténu, est remplie de liquide, la ligne brillante qu'elle formait s'évanouit, et elle devient alors beaucoup plus difficile à suivre. On y parvient cependant en diaphragmant le condensateur parabolique et en faisant varier insensiblement la mise au point. On voit alors que la trachée remplie de liquide se présente sous forme d'un double trait (1).

Ces diverses constatations sont à retenir, elles vont recevoir une application dans les pages qui suivent.

Il va sans dire que les différents tissus ne donnent pas tous la même netteté d'images lorsqu'ils sont examinés à l'état frais dans l'eau salée à 6 pour 1000 par le procédé que je viens de décrire.

Certains organes comme les branchies rectales (2) des Odonates, celles des larves de Phrygane, de la nymphe des *Chironomus*, de la chenille de *Paraponyx stratiotata* qui sont formés de tissus absolument transparents permettent de suivre très facilement toutes les ramifications trachéennes.

On peut ainsi s'assurer que les capillaires trachéens qui continuent les trachées à fil spiral sont formés de tubes extrêmement fins qui s'anastomosent entre eux et qui sont çà et là terminés par des filaments dont on aperçoit l'extrémité avec une absolue netteté.

Ce simple examen donne bien « l'impression » que cette terminaison ultime est *fermée, parfaitement close* ; mais, bien entendu il est impossible de rien affirmer en toute rigueur à ce point de vue à propos d'éléments de dimension aussi faible.

(1) Ces observations ont été faites avec l'objectif apochromatique de Zeiss 4 spécialement diaphragmé et les oculaires compensateurs 12 et 18.

(2) Il s'agit bien entendu, dans tous ces cas, de branchies trachéennes.

Comme on va le voir, l'expérimentation semble permettre de s'arrêter à cette même conclusion.

Pour les tissus ordinaires, et en particulier, pour les cellules trachéales des larves d'Oestre, l'examen de l'organe frais dans l'eau salée isotonique ne donne pas des résultats aussi nets. L'épaisseur de la membrane cellulaire, la présence du pigment rouge qui teint le protoplasma et surtout la présence d'enclaves protoplasmiques, de sphérules graisseuses par exemple, qui sont plus ou moins nombreuses, apportent une gêne considérable à l'examen sur fond noir. On voit encore parfaitement les plus fines ramifications trachéennes qui se présentent comme un lacs de filaments très brillants, mais ceux-ci pressés les uns contre les autres, s'entrecroisent en tous sens forment une masse inextricable et il devient impossible de se faire une opinion ferme sur le sort de l'extrémité ultime des filaments qui plongent dans le protoplasma et sont masqués par les enclaves que j'ai citées.

Il faut donc arriver à libérer ce chevelu trachéen des écrans plus ou moins opaques qui le masquent.

J'ai d'abord essayé l'emploi de l'eau distillée, afin de provoquer une plasmolyse de la cellule trachéenne. Celle-ci soumise à l'action de ce milieu se gonfle et augmente de volume, mais sa membrane résistante ne lui permet pas d'éclater. L'emploi d'autres réactifs devenait obligatoire.

Je me suis alors adressé aux solutions faibles d'alcalis caustiques (potasse ou soude de 1 à 2 pour 1000 par exemple). On sait que sous l'influence de ces alcalis, le protoplasma est solubilisé, transformé en alcali-albumines solubles. On voit alors que les bouquets de capillaires trachéens deviennent libres et parfaitement visibles. On constate alors avec la dernière évidence qu'ils se terminent par des extrémités *libres* et *isolées* qui, bien entendu, à l'état frais se perdaient dans le protoplasme.

Une dernière question reste à résoudre : ces terminaisons sont-elles closes ou bien ouvertes dans les mailles du protoplasma ? La question est très difficile à résoudre avec une cer-

titude absolue. En effet, la plupart des prolongements se terminent par une extrémité mousse, brillante, après la solubilisation du protoplasma qui les entourait, le liquide alcalin n'a donc pas pu les pénétrer, il semble donc bien qu'on puisse affirmer qu'ils sont parfaitement clos ; mais d'autre part, quelques-uns de ces très fins filaments ultimes présentent à leur extrémité un double trait difficile à voir, mais cependant très évident, qui indique que le liquide a pénétré à leur intérieur. Ces ramifications envahies par la solution alcaline sont d'ailleurs d'autant plus nombreuses que l'action du liquide sur elles a été prolongé davantage. On peut donc se demander si, à la longue, ces solutions, cependant très diluées ne sont pas capables de solubiliser la chitine (1) si mince qui forme la paroi de ces capillaires trachéens.

Pour décider cette question, j'ai fait agir ces mêmes solutions sur les capillaires des branchies prises comme test-objet puisque là, comme nous l'avons vu, le réseau des trachées et leurs terminaisons ultimes sont parfaitement visibles à l'état frais.

Une larve de Phrygane est sectionnée à la partie postérieure ; en la pressant progressivement de la tête vers la queue entre deux feuilles de papier buvard, on arrive à la vider presque entièrement du sang qu'elle contenait et des matières nutritives qui remplissaient son tube digestif.

Par son extrémité postérieure sectionnée, on injecte alors au moyen d'une seringue de Pravaz la solution alcaline. Si l'injection pénètre bien la cavité générale de la larve, on voit ses branchies se gonfler, devenir turgescents. Le liquide alcalin s'est répandu à l'intérieur de l'évagination chitineuse qui forme la paroi des branchies ; il baigne maintenant les plus fines ramifications trachéennes. On peut alors suivre ce qui se passe sous le microscope avec le condensateur parabolique.

Toutes les ramifications apparaissent d'abord très brillantes et très nettes avec leur extrémité parfaitement définie qui semble donc bien close ; puis, peu à peu, certaines d'entre elles

(1) Chitine est pris ici dans une acception assez large.



s'effacent laissant place à la double ligne très fine qui indique que la trachée a été envahie et le phénomène va en progressant et s'accroissant à mesure que la durée de contact avec la solution alcaline croît davantage.

Tout se passe donc ici encore comme si la solution alcaline en prolongeant son action avait fini par corroder l'extrémité de l'ultime ramification trachéenne et par pénétrer ensuite dans la lumière de ce tube capillaire.

Il résulte de ces constatations que les liquides employés sont à rejeter. J'ai utilisé alors des solutions alcalines d'un titre plus faible à 1 pour 10.000 par exemple. On obtient alors de meilleurs résultats, mais la dilution atteint alors un tel degré qu'on n'obtient plus que difficilement la plasmolyse de la cellule et la solubilisation complète du protoplasma.

Finalement, après de nombreux essais, je me suis arrêté à l'emploi de solutions savonneuses faibles 1 pour 2.000 environ. Il est tout à fait indispensable que ces solutions soient préparées au moment de l'emploi, car elles sont altérées par le contact avec le gaz carbonique de l'air. Par l'action de ces solutions sur les cellules trachéennes, on obtient une solubilisation complète du protoplasma, une mise en liberté des plus fines ramifications trachéennes qui apparaissent comme parfaitement closes ; ce n'est qu'à la longue, au bout de plusieurs heures que quelques ramifications ultimes sont envahies par le liquide.

J'ai employé la même méthode pour étudier les terminaisons trachéennes des tissus, de l'intestin de la larve d'Oestre en particulier. Les résultats que j'ai obtenus sont analogues à ceux que je viens d'énoncer pour les cellules trachéennes, mais ici, la paroi des trachées les plus fines est encore plus altérable par les solutions alcalines.

Nous pouvons donc conclure que, par l'examen à l'ultramicroscope, combiné avec l'action des solutions alcalines très faibles ou mieux des solutions savonneuses, on est amené à considérer que les plus fines ramifications des trachées se terminent par une extrémité close ; cette disposition existe aussi

bien dans les cellules trachéennes que dans les divers tissus examinés.

La terminaison des cellules trachéales est intra-protoplasmique, cela est de la dernière évidence. Il en est de même pour certains *œnocytes*, ceux des larves de Phrygane par exemple. Pour déterminer avec certitude si les terminaisons trachéennes des divers tissus sont intra ou extra-cellulaires, il faudrait modifier la méthode précédente. C'est une question que je n'ai pas cherché à résoudre complètement ; elle sort du cadre de ce travail. Je dirai seulement que je considère comme presque certain que, dans l'immense majorité des cas, les terminaisons des trachées sont extra-cellulaires ou mieux inter-cellulaires.

*Résumé de la constitution anatomique de l'appareil respiratoire des larves de Gastrophilus.*

Le système trachéen et ses annexes stigmatiques présentent chez les larves de *Gastrophilus* une disposition très particulière qui le différencie très nettement des systèmes correspondants de tous les autres insectes.

I. *Trachées*. — Elles sont de deux sortes :

a) Trachées latérale et intestinale qui distribuent leurs ramifications aux différents organes et tissus de la larve. Elles correspondent aux trachées ordinaires de tous les insectes.

b). Trachées coniques. Elles pourvoient de ramifications uniquement les cellules trachéales, très gros éléments unicellulaires teints d'un pigment rouge.

II. *Appareil stigmatique*. — La larve de *Gastrophilus* appartient au type amphipneustique.

a) Le stigmate antérieur termine la trachée latérale. Il est constitué par un renflement conique pédiculé qui porte de nombreuses ouvertures stigmatiques sortes de boutonnières réparties sur la surface du renflement. Un tissu chitineux feutré remplit la cavité de l'organe.

Le stigmate antérieur n'est jamais en rapport avec l'extérieur.

Il est situé au fond d'un entonnoir de chitine qui s'ouvre virtuellement sur les téguments de la surface du corps.

b). Le stigmate postérieur présente une extrême complication (pl. III, fig. 21).

Il est constitué par une grande plaque chitineuse qui termine la larve à la partie postérieure. Cette plaque est percée de six fentes allongées disposées sur les deux moitiés symétriques droite et gauche de la plaque.

Les trachées précédemment décrites (c'est là un fait capital) ne s'insèrent pas directement sur la plaque stigmatique, ne prolongent pas les fentes stigmatiques. En effet : la plaque stigmatique est doublée, à son intérieur, d'un appareil de chitine filamenteuse, poreuse (plaque et diaphragme), derrière lequel se trouve une cavité remplie d'air : l'atrium.

Le fond de cet atrium est limité par une nouvelle cloison percée de nombreux orifices ; c'est, en effet, le diaphragme d'origine de toutes les trachées décrites.

Les fentes stigmatiques sont ordinairement recouvertes par des replis des téguments qui constituent la bourse stigmatique.

III. *Cellules trachéales*. — Ce sont de très gros éléments anatomiques appendus en grappes sur les trachées coniques. Ils sont pénétrés par des trachées capillaires qui se subdivisent dans leur protoplasme et forment un chevelu très abondant dans les parties périphériques de la cellule. Ces capillaires trachéens se terminent à l'intérieur du protoplasme et, il semble bien, par une extrémité fermée.

### Physiologie de l'appareil respiratoire.

Pour comprendre le fonctionnement de l'appareil si compliqué dont nous connaissons maintenant l'anatomie, il faut avoir constamment à l'esprit le milieu dans lequel vit la larve d'Oestre.

Le contenu gastrique possède, au point de vue qui nous occupe, deux qualités essentielles qui sont : la pauvreté en

oxygène et la présence de matières alimentaires riches en microorganismes et contenant toujours une certaine proportion de substances grasses capables d'envahir le système trachéen des Larves. — L'appareil respiratoire a donc dû s'adapter à ces deux conditions défavorables. C'est là la raison de son extrême complication.

1<sup>o</sup> *Adaptation à la pénurie d'oxygène.* Cette rareté de l'oxygène parmi les gaz du tube digestif a été établie depuis longtemps par les recherches de TAPPEINER (1881, p. 303).

Voici d'après cet auteur la composition des gaz recueillis aussitôt après la mort dans les différentes sections du tube digestif.

GAZ DU TUBE DIGESTIF DU CHEVAL NOURRI AU FOIN.

Gaz	Estomac	Intestin grêle		Cœcum	Colon	Rectum
		Commenc.	Fin			
CO <sup>2</sup> : H <sup>2</sup> S. ....	75.2	42.7	45.6	85.5	55.2	29.2
H. ....	14.5	19.4	24.0	2.3	1.7	0.8
CH <sup>4</sup> ....	—	—	—	11.1	32.7	56.6
N. ....	10.0	37.4	59.6	0.9	10.0	13.4

On voit que l'analyse ne révèle pas de proportion dosable d'oxygène. Il est probable qu'une recherche de ce gaz faite dans des conditions favorables en montrerait des quantités toujours faibles, mais variables, avec la nourriture de l'animal, le stade de la digestion, etc...

En résumé, on voit que l'atmosphère gazeuse dans laquelle les larves d'Oestre doivent passer leur existence est extrêmement pauvre en oxygène et relativement très riche en gaz carbonique et souvent aussi en hydrogène protocarboné. On peut même remarquer que cette atmosphère gazeuse a une composition telle qu'il serait impossible à un Vertébré d'y vivre.

Comment les larves du Diptère parviennent-elles à s'adapter

à des conditions si défavorables, à y vivre et à y poursuivre toute leur croissance.

Nous ne pouvons guère à ce sujet que faire des suppositions. Il est probable que, pendant la plus grande partie de son existence, la larve conserve rapprochées entre elles, les deux lèvres de sa bourse stigmatique ; les stigmates sont ainsi hermétiquement clos. Si, par suite d'une circonstance favorable (1) une certaine quantité d'air est introduite dans l'estomac, la larve doit en être avertie et respirer avec avidité, de manière à faire sa provision d'oxygène. Par des mouvements respiratoires répétés, elle doit saturer d'oxygène le pigment respiratoire de ses cellules trachéales et emplir ses grosses trachées d'un calibre si considérable, si disproportionné avec celui de la larve. Elle rapproche ensuite les lèvres de la bourse stigmatique et ne les rouvrira plus qu'à la première occasion favorable.

Il est probable que ces arrivées intermittentes d'air ne se produisent pas fréquemment. On peut s'en faire une idée par la lenteur de croissance de la larve.

Tous les auteurs qui se sont occupés du sujet, en particulier Joly, Raillet, etc., assignent à la larve une durée de séjour dans le tube digestif qui varie de dix mois à un an.

Cette lenteur extrême de croissance comparée à celle des autres insectes est d'autant plus frappante que la larve d'Oestre a toujours en abondance à sa disposition les aliments qui constituent sa nourriture, et que, de plus, elle est constamment maintenue à une température uniforme et élevée.

La disette d'oxygène paraît donc bien être ici la cause unique du retard dans le développement.

Le même fait est d'ailleurs connu depuis longtemps pour d'autres organismes.

PASTEUR (1876) a établi que les cellules du *Saccharomyces*

(1) Une larve conservée longtemps dans un liquide et amenée au contact de l'air ne tarde pas, en général, à abaisser la partie inférieure de sa bourse stigmatique et à mettre ses stigmates en contact avec l'atmosphère.

*cerevisia*, même pourvues d'une nourriture abondante ne se multiplient que fort peu et n'augmentent guère de poids en l'absence d'oxygène. Dans les mêmes conditions, elles produisent une active fermentation. Au contraire, en présence d'oxygène, la levure se multiplie rapidement, si de bonnes conditions de nutrition sont réalisées.

J. LOEB (1908 p. 13,) a montré par de nombreux exemples, la généralité du phénomène. Il a vu que des œufs d'oursin ou de poisson récemment fécondés cessaient de se diviser si on les soustrayait à l'action de l'oxygène. Le développement reprend dès que ce gaz arrive au contact de l'embryon.

Le même auteur a cité des faits analogues en ce qui concerne la régénération des Hydroïdes.

Les plantes elles-mêmes n'échappent point à cette règle, et Claude Bernard a établi par des expériences restées classiques, l'abolition de la faculté de germination des graines, en l'absence d'oxygène. Il a montré que la privation de ce gaz pouvait faire tomber les organismes en état de vie latente, au même titre que la privation d'eau ou de chaleur.

Il semble donc que les larves d'Oestre passent ainsi par des alternatives de vie active et de vie latente, ces dernières de beaucoup les plus longues et correspondant aux phases d'asphyxie. Ainsi se trouve expliquée l'extrême lenteur de croissance de ces insectes.

Je vais maintenant exposer la manière dont il faut comprendre, à mon avis, le fonctionnement de l'appareil respiratoire si compliqué de la larve d'Oestre.

Nous l'avons dit, dès qu'une circonstance favorable se présente, la larve découvre sa plaque stigmatique et remplit d'air plus ou moins pur son atrium, ses trachées longitudinales et intestinales et également aussi ses grosses trachées coniques. Il semble que pour remplir son système trachéen, elle use uniquement de ses grands stigmates postérieurs. Les stigmates antérieurs restent toujours enfouis au fond de l'entonnoir chitineux qui les isole de l'atmosphère ; jamais, pendant la vie

de la larve, il ne paraissent arriver au contact de celle-ci. Il est probable que ces organes ne servent à la respiration que lors de la nymphose ; ils n'arrivent, en effet, par dévagination au niveau des téguments sur lesquels ils viennent même prédominer qu'*au moment de la transformation de la larve en nymphe*, ainsi que Réaumur l'avait déjà parfaitement vu.

Les trachées latérales et intestinales approvisionnent d'air les différents organes et fonctionnent, en somme, comme les appareils analogues des autres insectes. Elles représentent avec leurs diverses ramifications les *trachées nutritives* de la larve.

Mais quel est le rôle des trachées coniques. Quel est le rôle aussi de ces singuliers organes qui les garnissent : les cellules trachéennes. Voici l'interprétation qui me semble la plus proche de la vérité.

Les énormes trachées coniques et l'atrium duquel elles partent, constituent un vaste réservoir gazeux qui se remplit d'air plus ou moins oxygéné, dès qu'une occasion favorable se présente.

Les cellules trachéennes sont d'une interprétation plus difficile.

Suivant Enderlein, elles serviraient d'intermédiaire entre l'air et le sang, et favoriseraient l'hématose par la surface de contact très étendue qu'elles forment entre l'air et le sang.

Il me semble y avoir une singulière erreur dans cette manière d'envisager le rôle de la cellule trachéenne. Le fait que les capillaires trachéens sont enfermés à l'intérieur d'une cellule au lieu d'être en rapport direct avec le sang *diminue* la surface d'hématose au lieu de l'accroître.

Si on admet, comme cela semble infiniment probable que le pigment rouge qui teint le protoplasme de la cellule trachéale est un pigment respiratoire, le rôle physiologique de cet élément me semble être le suivant.

L'organe rouge est essentiellement un organe d'hématose. Au moment de la circulation gazeuse dans les trachées, le pigment respiratoire se sature d'oxygène qui lui est amené par les

capillaires si nombreux qui sillonnent le protoplasma de la cellule. On peut considérer une cellule trachéale comme une branchie trachéenne, une branchie de Phrygane, par exemple, dont les filaments auraient été recouverts par une grosse cellule amiboïde qui les aurait englobés. (Il semble d'ailleurs bien, d'après les travaux de Enderlein, que tel soit le mode de développement de ces organes.)

On voit donc que, dans cette manière d'envisager les choses, une cellule trachéenne, au point de vue de ses relations avec l'appareil respiratoire ne peut pas être assimilée à une cellule d'un tissu ordinaire. Une cellule musculaire, par exemple, entre en rapport avec les trachées pour recevoir l'oxygène nécessaire à son fonctionnement : au contraire, la cellule trachéenne reçoit, grâce à son « *hypertrachéisation* » (*sit venia verbo*) un surplus d'oxygène qu'elle rendra ensuite à l'organisme au fur et à mesure de ses besoins.

La « trachéisation » de la cellule trachéenne me paraît pouvoir être très justement comparée à la vascularisation du poumon ou de la branchie des Vertébrés ; ici comme là, on trouve une « hypervascularisation » en rapport avec la fonction de l'appareil. Et je pense que cet exemple des « branchies trachéennes » met parfaitement en relief cette substitution, chez l'insecte, de la circulation aérienne à la circulation sanguine, de la « trachéisation » à la « vascularisation ». Il y a là une disposition qui est en rapport étroit avec l'adaptation à la vie aérienne, qui bien entendu, n'est utile qu'à l'adulte, mais qui commence à se manifester nettement chez la larve.

Ainsi, je pense qu'il faut considérer la cellule trachéenne comme un réservoir d'oxygène qui se remplit au moment favorable pour céder ensuite, peu à peu sa provision pendant les longues périodes où l'oxygène gazeux fait défaut dans le milieu extérieur.

Chez les larves jeunes qui ont à édifier de nombreux tissus et d'abondantes réserves, l'*organe rouge* formé par les cellules trachéennes s'étend presque sur toute la longueur de la larve.



Puis, à mesure que le développement approche de son terme, les cellules trachéennes s'infiltrant de réserves adipeuses, perdent parallèlement *leur pigment respiratoire et leurs capillaires trachéens intra-protoplasmiques* et se transforment en organes de réserve.

Il est remarquable que cette transformation a lieu d'avant en arrière, de sorte qu'à la fin de la vie larvaire, l'organe rouge est localisé dans la partie postérieure de l'animal, et, remarquons-le, en une zone où se passent les phénomènes nutritifs les plus intenses, puisqu'on y trouve la partie vraiment active du tube digestif avec les tubes de Malpighi. Fait non moins remarquable, à ce stade de la vie larvaire, le principal organe de la circulation : le vaisseau dorsal paraît localisé à la partie postérieure de la larve, à celle qui contient l'organe rouge. Les pulsations ne sont en tous cas nettement visibles à travers la cuticule transparente que dans cette zone. Il semble que le sang vienne là chercher l'oxygène pour le transporter ensuite aux organes voisins.

En résumé, la cellule trachéenne me paraît devoir être considérée comme une branchie qui permet au milieu intérieur de l'animal de venir puiser là l'oxygène nécessaire à son fonctionnement. Mais il est essentiel de remarquer que cette branchie trachéenne est, en quelque sorte, la contre-partie de celle des Phryganes ou des Odonates. Ici, la branchie vient puiser l'oxygène au milieu extérieur, et le distribue ensuite dans un système trachéen complètement fermé (physiologiquement tout au moins). Chez la larve d'Oestre, au contraire, la branchie, c'est-à-dire la cellule trachéenne reçoit son oxygène du système trachéen, qui communique avec l'extérieur par les grands stigmates postérieurs et le sang vient ensuite puiser dans cette réserve.

Ce mécanisme physiologique semble être une conséquence de l'adaptation de la larve au milieu si défavorable dans laquelle elle vit. Ce qui vient donner un grand appui à cette manière d'envisager les choses, c'est que des larves endo-parasites d'in-

sectes très voisins, tels que les *Cephalomya*, les *Hypoderma* ne possèdent aucune trace de cet « organe rouge » si remarquable à tant de points de vue. Or, ces larves, contrairement à celles de *Gastrophilus*, sont abondamment pourvues d'oxygène.

## II. — Étude du mécanisme de la lutte contre l'envahissement par les substances grasses et les microorganismes.

Les larves de *Gastrophilus* vivent dans un milieu qui semble, au premier abord, bien peu favorable au développement d'insectes pourvus de stigmates. Il présente en effet, deux qualités que nous avons reconnues néfastes à ces êtres. Il est : 1<sup>o</sup> Souvent riche en matières grasses ; 2<sup>o</sup> Abondant en microorganismes variés, constamment introduits par l'aliment et dont un certain nombre doivent être pathogènes pour nos larves.

On sait en effet, maintenant, avec certitude, que l'estomac des différents animaux possède une flore bactérienne abondante et adaptée au degré d'acidité de l'espèce considérée. Il a été établi aussi que, parmi beaucoup d'espèces microbiennes sensibles *in vitro* à l'action de l'acide chlorydrique à 2 ou 3 pour 1000, le plus grand nombre pouvait séjourner pendant quelques heures dans le contenu stomacal sans être détruit. Le fait est bien connu pour le bacille typhique et le vibrion cholérique qui, bien que très sensibles à l'action de l'acide chlorydrique, peuvent néanmoins traverser l'estomac avec les aliments en conservant toute leur virulence METCHNIKOFF (1901, p. 438).

Ainsi, à priori, il semble que les larves de *Gastrophilus* placées pendant presque un an dans des conditions aussi défecueuses doivent présenter un mécanisme de résistance bien curieux à pénétrer. C'est une des raisons qui m'ont engagé à entreprendre leur étude.

a. *Quelques mots sur le sang des larves de Gastrophilus.* — On n'attend point de nous une monographie des larves d'Oestre. Cependant, la phagocytose présente une telle importance dans

tous les phénomènes d'immunité qu'il s'imposait de voir rapidement quelle forme, quelle intensité elle revêtait chez ces insectes. Peut-être, allions-nous trouver là, le secret de cette extrême résistance à l'infection.

J'ai donc été très surpris en constatant l'extrême rareté des leucocytes dans le sang de ces larves et leur très grande fragilité.

Le sang de ces larves est très abondant. Il semble très riche en matières albuminoïdes. Préparons ce liquide pour l'examen microscopique en en déposant une goutte sur une lame et en l'étalant aussitôt en couche mince. Fixons par le Bouin ou le sublimé et colorons par les procédés les plus variés, nous obtiendrons des préparations dans lesquelles le plasma sera intensément coloré (1), sans qu'on puisse jamais constater d'une manière indiscutable la présence d'aucun leucocyte.

La fixation du sang *frais* par les vapeurs d'acide osmique ne donne pas de meilleurs résultats, et ce procédé fournit cependant de très belles préparations avec le sang de la plupart des insectes.

L'examen du sang à l'état *frais* donne des résultats plus intéressants. On finit à force de recherches par y découvrir quelques très rares leucocytes munis de pseudopodes et qui paraissent toujours adhérer à la lame sur laquelle le sang a été déposé.

Il m'a semblé que le nombre de ces cellules variait d'une manière très manifeste avec les conditions dans lesquelles la larve était placée. Si celle-ci est immergée dans l'acide chlorhydrique à 1 ou 2 pour 1000, les leucocytes sont en nombre minimum ; dans une solution neutre ou faiblement alcaline, ils sont moins rares, mais toujours infiniment moins abondants que chez la majorité des insectes, chez les larves de mouche par exemple, pour prendre un point de comparaison assez voisin (2).

(1) Ce plasma paraît avoir une affinité particulière pour l'éosine ; il semble qu'une au moins des matières albuminoïdes qu'il renferme soit au plus haut point *éosinophile*.

(2) Il m'a été impossible de faire une étude plus approfondie du sang des larves d'Oestre. Je n'ai rien trouvé dans les auteurs au sujet de cette rareté extrême des leucocytes, sauf cette phrase de KOLLMANN (1908, p. 130). « Les diverses catégories de leucocytes décrites par Cuenot existent « chez tous les Insectes (sauf les granuleux) excepté bien entendu chez ceux qui sont dépourvus « de globules sanguins, comme beaucoup de Diptères ».

Après cette constatation, on devait s'attendre à ne trouver qu'une phagocytose bien peu active dans le sang des larves d'Oestre ; c'est, en effet, ce que prouve l'expérimentation.

Après injection d'encre de Chine dans la cavité générale, non seulement, on ne rencontre pas de leucocytes renfermant des grains noirs, mais on ne trouve guère de ceux-ci dans le sang ; ils sont accolés en amas le long des grosses trachées et au voisinage de la plaque stigmatique. Il va sans dire qu'après l'injection du même liquide dans la cavité générale d'autres insectes, on trouve un nombre énorme de leucocytes bourrés de granules noirs.

Des expériences analogues ont été faites avec des globules sanguins, avec des cultures de levures et de bactéries ; elles ont toujours donné le même résultat.

J'ai cherché également par le même procédé des injections si quelque organe phagocytaire n'existait pas dans les tissus de la larve ; mais là, encore, j'ai échoué, tandis que j'ai facilement retrouvé les organes phagocytaires décrits par Cuénot chez nombre d'insectes, en particulier chez les Orthoptères.

Je n'oserais affirmer que le phénomène de la phagocytose si universellement répandu fasse absolument défaut ici, mais il est, en tous cas, *extrêmement réduit*.

Nous allons montrer que, par contre, les défenses extérieures de l'animal sont très développées ; il semble qu'il y ait bien là un véritable phénomène de compensation.

*b. Action des substances grasses et de leurs solvants sur l'appareil stigmatique postérieur.*

*Expérience 1.* — Une larve de *Gastrophilus equi* est immergée dans l'huile d'olive intensément colorée en rouge par de l'alcaline. Elle est retirée après 16 heures de séjour. Elle est parfaitement vivante ; la dissection montre que l'appareil trachéen n'a été nullement envahi.

*Expérience 2.* — La même expérience est répétée sur une

autre larve, mais on remplace l'huile d'olive par une solution de savon de Marseille, colorée par le bleu de Méthylène. Les résultats sont les mêmes.

Des expériences analogues, mais de plus longue durée conduisent encore aux mêmes conclusions. Une larve qui avait été oubliée dans l'huile pendant 8 jours a été trouvée morte, mais son système trachéen n'était nullement envahi.

Voici un résultat très différent de tous ceux auxquels nous sommes parvenus jusqu'à présent. Où doit-on en chercher la cause.

Une simple modification apportée dans les expériences précédentes va nous permettre de répondre.

*Expérience 3.* — Grosse larve de *Gastrophilus* encore fixée au morceau de muqueuse stomacale. 5 h. 20. Au moyen de pincettes, on fait écarter les lèvres supérieure et inférieure de la bourse stigmatique. La plaque stigmatique avec les six sillons apparaît à nu. On dépose sur elle une goutte d'huile d'olive, colorée en rouge intense par l'alcanine. Cette huile disparaît rapidement, il semble bien qu'elle soit absorbée. On recommence deux fois la même opération.

5 h. 50. Nouvelle goutte d'huile déposée directement sur la plaque.

6 h. 50. La larve est disséquée dans le chlorure de sodium à 8 pour 1000.

La plaque de chitine spongieuse est gorgée d'huile ; l'atrium et l'origine des grosses trachées sont aussi remplis d'huile rouge.

*Expérience 4.* — Une seconde larve est soumise à une opération identique, mais on remplace l'huile par une solution de savon colorée en bleu.

Les résultats sont identiques.

Ainsi, c'était bien la bourse stigmatique qui s'opposait à la pénétration des liquides ; dès que celle-ci est supprimée, dès que les liquides arrivent directement en contact avec la plaque stigmatique, le système trachéen est aussitôt envahi.

Ici, le phénomène est frappant, l'expérience est vraiment cruciale en raison des dimensions énormes de l'appareil stigmatique qui permettent de supprimer à volonté la fermeture étanche qui masque la plaque stigmatique ; mais, remarquons-le bien, le phénomène n'est pas nouveau pour nous, il est, somme toute, identique à celui que nous avons observé chez d'autres larves : celle du Dytique, et surtout celles des Hydrophiliens qui se rapprochent déjà beaucoup des larves d'Oestre sous le rapport de la conformation de la partie postérieure de l'appareil respiratoire.

*Action du liquide oléo-éthéré.* — Il nous faut maintenant répéter les expériences précédentes après avoir ajouté de l'éther à l'huile ; les expériences que nous avons faites sur d'autres insectes nous donnent à penser que le résultat précédent pourra bien être modifié.

*Expérience 5.* — Une larve d'Oestre est plongée dans un mélange d'huile d'olive colorée par l'alcanine et l'éther.

On la laisse pendant 12 heures dans ce liquide.

Elle est inerte quand on la retire ; on la dissèque dans le chlorure de sodium.

On constate que les gros troncs trachéens (trachées coniques, intestinales, etc.) ont conservé leur aspect nacré et ne contiennent pas trace de liquide. Au contraire, les fines ramifications qui partent de ces gros troncs sont remplies de liquide rouge ; la base, l'origine des gros troncs est elle-même envahie.

*Expérience 6.* — Même expérience que la précédente, mais suivie avec plus de soin, de manière à en distinguer les diverses phases et à en mieux analyser les résultats.

A 9 h. 35, la larve est placée dans un mélange d'huile d'olive, d'éther, d'alcool et de cyanine. Cette dernière colore le mélange en bleu intense.

10 h. 35 : la larve réagit encore très vivement dès qu'on la touche.

2 h. 30 : la larve réagit encore et a même des mouvements spontanés.

9 heures du soir : la larve est immobile. On la laisse dans le liquide. On la dissèque le lendemain matin à 9 heures.

Ici encore, on constate que les troncs trachéens principaux ne sont nullement envahis sur leur continuité. La base seule est remplie de liquide bleu.

Celui-ci est localisé dans la plaque de chitine spongieuse, dans l'atrium et dans les vésicules trachéennes qui se trouvent greffées à l'origine des grosses trachées coniques.

Ceci doit nous arrêter un instant.

Nous avons décrit en traitant de la partie anatomique deux sortes de cellules.

1<sup>o</sup> Les *cellules adipeuses* situées dans la partie antérieure du corps ;

2<sup>o</sup> Les *cellules trachéales* colorées en rouge et situées dans la partie moyenne et postérieure.

En réalité, quand on y regarde de plus près, on voit qu'il y a une troisième sorte de *cellules* semblable comme disposition anatomique à la cellule trachéale, mais en différant essentiellement par ce fait, qu'elle ne possède pas de pigment rouge.

Cette troisième forme paraît avoir complètement échappé aux auteurs qui ont étudié ces larves. Les cellules qui la composent, reconnaissables, comme je l'ai dit, à leur couleur blanche, sont insérées tout à fait à l'origine des grosses trachées coniques, contre le diaphragme d'origine des trachées (cl. tr 2, fig. 21, pl. III). Les petits trous dont sont perforées les parois des trachées coniques à leur base, ne sont que les insertions des petites trachées qui vont se rendre à ces cellules pour s'y ramifier et s'y épuiser en capillaires (p.p., fig. 24, pl. IV.)

Chose curieuse, ce sont uniquement ces cellules dépourvues de pigment, ces vésicules blanches qui sont envahies par le liquide bleu. C'est même ce fait qui a attiré mon attention sur elles. Et même, quand on y regarde de près, on voit que le *pédicule* de la vésicule, la petite trachée conique est vide du

liquide bleu. Celui-ci s'est localisé uniquement à l'intérieur des capillaires de la cellule (fig. 18, pl. III).

Nous retrouvons ici encore le même phénomène si souvent observé : la grosse trachée s'est vidée dans la petite, et à son tour, la petite s'est vidée dans le lacis des capillaires. Le résultat final est que la *grosse trachée reste perméable* ; c'est là le point important.

Des expériences analogues aux précédentes et que je ne rapporterai pas en détail, permettent d'établir que l'appareil stigmatique présente encore un degré de perfectionnement bien plus grand.

Si une petite goutte de liquide gras est déposée ou arrive au contact des fentes stigmatiques, elle les envahit et arrive sur la plaque de chitine spongieuse. Mais nous avons vu que les mailles de celle-ci n'ont pas toutes les mêmes dimensions : les grandes mailles se trouvent en face des fentes stigmatiques, les petites dans l'intervalle de ces mêmes fentes (fig. 27, pl. IV, a et b.).

Il résulte de cette disposition que le liquide introduit va se localiser *dans l'intervalle* des fentes et que celles-ci restent imperméables. Si le liquide augmente de quantité, on constate l'envahissement successif de l'*anneau* de chitine poreuse, puis des vésicules situées à la base des trachées coniques. C'est toujours le même principe qui est en jeu : un espace capillaire rempli de liquide se vide dans un espace de calibre plus petit.

Le résultat final est que les *voies d'accès de l'air restent toujours perméables*. En particulier, les troncs trachéens intestinaux et longitudinaux qui prennent leur origine au milieu du diaphragme ne sont pratiquement jamais envahis.

Quant à la cause de la pénétration du liquide éthéré, malgré la présence de la bourse stigmatique, son explication est évidente et nous la connaissons déjà par ce qui précède, je ne fais que la rappeler.

Les lèvres de la bourse stigmatique sont « mouillables » par



l'eau. Quand elles sont adossées l'une à l'autre, elles préservent efficacement la plaque stigmatique contre l'arrivée de l'huile ; mais si la larve est plongée dans un mélange d'huile et d'éther, ce liquide s'avance de proche en proche sur la surface des lèvres, car il prend la place de l'eau *en vertu de sa faible tension superficielle* ; il arrive donc finalement au contact de la plaque stigmatique qu'il envahit. Ce mécanisme explique la lenteur relative de l'action du liquide oléo-éthéré qui doit parcourir tous les replis de la bourse préstigmatique. Il explique également la nécessité d'employer un liquide assez riche en éther. Je me suis assuré, en effet, que dans l'eau saturée d'éther (1), il n'y avait presque aucune pénétration de liquide dans le système trachéen, même au bout de vingt-sept heures de séjour.

Nous aurons prochainement à faire l'application de ces données.

*Pénétration de liquide renfermant des particules en suspension :*

Jusqu'ici, nous n'avons envisagé que des liquides limpides. Qu'arrive-t-il lorsque l'huile, l'eau de savon ou le liquide oléo-éthéré renferment des particules solides ?

1<sup>o</sup> Si les particules ne sont pas très fines, elles sont arrêtées au niveau de la surface externe du stigmate ; le grillage formé par les prolongements chitineux jaunâtres suffit pour les empêcher de pénétrer dans les voies respiratoires ;

2<sup>o</sup> Si elles sont très fines (granules de noir de fumée, de carmin broyé finement, bactéries de faible dimension), elles franchissent l'ouverture du stigmate, mais jamais on ne constate leur présence au delà de la plaque de chitine poreuse ; jamais on ne les rencontre, par exemple, dans les vésicules trachéennes où le liquide qui servait de véhicule (huile, liquide oléo-éthéré) arrive incolore.

Après avoir déposé une ou deux gouttes d'huile au noir de fumée directement sur la plaque stigmatique, on dilacère quelques fragments de la plaque de chitine spongieuse et là,

(1) L'eau était saturée par une longue agitation et une couche d'éther existait à la surface.

collés sur les travées de chitine jaune, on voit les granules de noir de fumée. Ils ne sont pas répartis uniformément, mais bien par groupes (fig. 22, pl. III).

Si on ajoute de l'éther au mélange d'huile et de noir de fumée, la pénétration des granules se fait d'une manière beaucoup plus massive (fig. 23, pl. III).

Les mêmes faits s'observent lorsqu'on dépose sur la plaque stigmatique une culture de bactéries dans un mélange de bouillon et d'eau de savon.

En somme, la plaque de chitine poreuse joue tout à fait le rôle d'une plaque ou d'une bougie filtrante semblables à celles qu'on emploie dans les laboratoires de bactériologie. Elle arrête les particules solides par une action capillaire identique à celle qui s'exerce dans ces appareils.

Quel est le sort des particules inertes ou des microorganismes ainsi immobilisés dans les mailles de chitine ? J'avoue que je n'ai pu me faire une opinion absolument ferme à ce point de vue.

Il y a cependant un fait certain, c'est que si on place dans de l'eau propre une larve dont la plaque de chitine poreuse a été souillée de noir de fumée (les téguments et la bourse stigmatique ayant été soigneusement nettoyés), on trouve le lendemain et les jours suivants de nombreux granules noirs qui ont été expulsés dans le liquide. Ils sont réunis en amas, accolés les uns aux autres, agglutinés par une matière visqueuse. En même temps, on constate par comparaison avec une autre larve sacrifiée aussitôt après la contamination que le nombre des granules renfermés dans la chitine poreuse va toujours en diminuant à mesure qu'on considère une époque plus éloignée de la contamination.

Quel est le mécanisme de l'expulsion de ces granules ? Il me semble très probable qu'il y a intervention des phagocytes qui envahiraient la plaque de chitine poreuse pour procéder à son nettoyage. Il m'a bien semblé voir de petits amas de leucocytes dans le voisinage des points où le noir ou bien les

bactéries s'étaient localisés. Mais, étant donnée l'extrême fragilité de ces leucocytes, il m'a été impossible jusqu'à présent, d'obtenir des préparations absolument démonstratives.

*Appareil stigmatique antérieur.* — Il est encore mieux protégé que la plaque stigmatique de la partie postérieure. Situé au fond de l'invagination de chitine « mouillable », il ne peut être atteint par les corps gras.

Les solutions d'éther dans l'huile finissent par pénétrer jusqu'à lui par le mécanisme décrit (cheminement dû à la tension superficielle faible), mais le phénomène se produit très lentement. En 12 heures, un mélange d'huile, d'alcool et d'éther, n'a pu envahir les stigmates antérieurs. Il faut 24 heures en moyenne pour que le stigmate soit atteint.

Cela tient bien à la protection que lui offre l'entonnoir de chitine au fond duquel il est situé, car, chez la larve d'*Eristalis*, où il se trouve à découvert, il est très rapidement envahi par les corps gras.

Il est inutile d'insister sur les autres particularités de l'appareil stigmatique antérieur : ce qui précède, nous permet de comprendre immédiatement leur rôle physiologique (1).

Les multiples boutonnières stigmatiques distribuées à la surface de l'organe ne pourront être toutes obturées par des corps solides ; l'appareil restera donc perméable.

Les liquides eux-mêmes capables de mouiller sa chitine ne pourront se localiser sur les boutonnières stigmatiques ; ils seront « pompés » par le tissu spongieux intérieur. Celui-ci jouera également le rôle de filtre pour les très fins granules qui auraient pu franchir les petites fentes stigmatiques.

#### Perméabilité des stigmates à la pression.

Nous avons réservé pour l'exposer ici, une série de recherches faites au cours de ce travail sur les différents types étudiés, touchant l'influence de la pression sur la pénétration du liquide

(1) Je rappelle que l'appareil n'entre en jeu qu'au moment de la transformation en nymphe ; il se dévagine alors et se met en relation avec l'atmosphère.

par les orifices stigmatiques. La raison de ce choix apparaîtra clairement dans ce qui va suivre :

1<sup>o</sup> *Question à résoudre.* — Nous sommes comme précédemment arrivés à cette conclusion, que si chez un insecte aquatique, muni de stigmates et immergé dans l'eau, ce liquide ne pénétrerait pas ces orifices, cela tenait à la qualité physique de la chitine entourant le stigmate ; l'eau est repoussée par la présence de la *chitine hydrofuge*.

Il y a un moyen de vérifier l'exactitude de cette théorie.

Soit, en effet, un tube capillaire de verre plongeant dans du mercure. Celui-ci ne mouillant pas le verre subira au niveau du tube une dénivellation qui est fonction de sa tension superficielle. Supposons que nous exercions à la surface du mercure une pression croissante, il arrivera un moment où le mercure sera injecté dans le tube capillaire (1).

Si la théorie proposée est vraie, il doit être possible de faire pénétrer un liquide quelconque, de l'eau, par exemple, à travers les orifices stigmatiques, en exerçant une pression suffisante sur le liquide qui entoure l'animal.

Passons donc aux expériences :

*Expérience 1.* — Trois larves de *Gastrophilus* sont plongées dans l'acide chlorydrique à 3 pour 1000. On les comprime au moyen de l'appareil Cailletet à 300 atmosphères pendant une demi-heure.

Pression et décompression sont opérées brusquement.

*Résultat.* — Les trois larves sortent de l'appareil en parfaite santé.

*Expérience 2.* — Les mêmes larves sont comprimées aussitôt après dans le même liquide à l'énorme pression de 600 atmosphères pendant une demi-heure.

*Résultat.* — Les trois larves sortent un peu flasques. Le lendemain, deux des larves sont vivantes, la troisième est morte.

*Expérience 3.* — On opère cette fois sur une larve de *Tabanus*.

(1) On conçoit même qu'il y ait là un moyen de mesure de la tension superficielle du liquide.

C'est une larve qui a à peu près la taille de celle de *Gastrophilus* et dont les gros stigmates postérieurs peuvent également être cachés sous des replis des téguments.

La compression a lieu dans l'eau. On monte jusqu'à 800 atmosphères ; mais la pression n'est maintenue que pendant une minute.

La larve sort en parfaite santé de l'appareil à compression.

*Interprétation de ces premiers résultats.*

Essayons d'interpréter ces résultats. Au premier abord, ils sont faits pour surprendre, mais à la réflexion, on se les explique facilement.

Il va sans dire que nous n'allons pas conclure de ces résultats qu'une pression de 600 ou même de 800 atmosphères est incapable de vaincre l'obstacle à la pénétration du liquide à l'intérieur du système trachéen.

Remarquons d'abord que si nous négligeons l'effet dû à la capillarité et si nous supposons les tubes trachéens s'ouvrant à la surface de la larve ; si nous nous rappelons que celle-ci est constituée par des fluides de même compressibilité que l'eau environnante, nous concluons qu'au moment de la compression, l'eau ambiante devra pénétrer dans le système trachéen, comme elle pénétrerait *dans un manomètre à air comprimé* (1).

Or, c'est ce qui certainement n'a pas lieu dans notre expérience. Si, en effet, l'acide chlorydrique avait pénétré à l'intérieur du système trachéen, si peu que ce soit, les larves d'Oestre, auraient très rapidement succombé.

Quel est donc l'obstacle qui s'est opposé à la pénétration du liquide. Il vient immédiatement à l'esprit que ce doit être la bourse stigmatique.

(1) En supposant bien entendu que les trachées soient cylindriques et conservent le même diamètre sur toute leur longueur. En réalité, le phénomène est beaucoup plus complexe, car la paroi du corps de l'insecte n'est pas rigide, elle se laisse déprimer. L'exposé complet du fait envisagé au point de vue physique m'entraînerait trop loin. Qu'il me suffise de dire que le mode de fermeture de la bourse stigmatique, analogue à celle d'un cuir embouti, joue ici un rôle prépondérant.

Les expériences suivantes vont nous confirmer dans cette opinion.

*Expérience 4.* — On opère sur des larves de mouche bleue (*Calliphora vomitoria*). On sait qu'ici les stigmates sont à nu, ou tout au moins très incomplètement protégés par un repli des téguments.

Les larves comprimées à 300 atmosphères dans le chlorure de sodium à 7,5 pour 1000 sortent presque inertes ; quelques heures après elles sont mortes.

Une pression de 600 atmosphères dans le même liquide amène une mort très rapide.

*Expérience 5.* — On opère sur de petits Dytiscides à l'état parfait. Ici, les stigmates sont directement accessibles à l'eau ambiante. Une pression de 300 atmosphères est néfaste pour eux. Même résultat avec une chenille de Lépidoptère (*Bombyx quercus*.).

*Expérience 6.* — Cette expérience va porter sur une larve *apneustique*, c'est-à-dire absolument dépourvue de stigmates.

Trois larves de *Chironomus* sont comprimées dans l'eau ordinaire à 600 atmosphères. On maintient cette énorme pression pendant *une heure* (1).

Au sortir de l'appareil, les larves sont inertes ; mais au bout de quelques minutes, elles commencent à donner signe de vie. Au bout de quelques heures, elles ont repris leur allure normale.

La même expérience est recommencée sur trois autres larves de *Chironomus*. Cette fois, on atteint la pression de 800 *atmosphères* qu'on maintient *pendant 20 minutes*. Les larves sortent complètement flasques, mais elles commencent à montrer quelques mouvements au bout de trois quarts d'heure. Au bout d'une heure, elles sont très vives. On les conserve en parfaite santé au laboratoire pendant trois semaines.

*Remarque.* — Au sortir de l'appareil de compression, ces

(1) Je dois à l'obligeance de Mlle G. Callery les expériences de compression des larves de *Calliphora* et de *Chironomus*. Je lui en exprime mes sincères remerciements.

larves présentait de nombreuses bulles d'air entre leurs organes au milieu du liquide de la cavité générale. J'avoue ne pouvoir m'expliquer le mode d'apparition de ce gaz libre chez cette larve dépourvue de trachées et comprimée dans de l'eau ne contenant que des gaz dissous.

*Résultats généraux de l'action de la pression sur les insectes aquatiques.*

Des expériences précédentes, il résulte à l'évidence que les insectes soumis dans l'eau à une pression croissante, résistent d'autant mieux que leurs stigmates sont mieux protégés contre le contact du liquide environnant.

La résistance est maxima pour les larves *apneustiques* (Chironomus). La résistance minima pour les insectes à stigmates découverts (Coléoptères adultes, chenilles de Lépidoptères). Les larves du *Gastrophilus* possèdent une résistance intermédiaire ; leurs stigmates sont déjà fort bien protégés par la bourse stigmatique.

Une seconde conclusion à tirer de ces recherches, c'est que la méthode expérimentale employée est mal appropriée à l'étude de la question, dont nous cherchons la solution.

Il est évident, en effet, que la pression nécessaire pour vaincre l'obstacle capillaire de la pénétration de l'eau ordinaire dans le système capillaire doit être beaucoup plus faible que les pressions employées.

J'avoue que j'ai cherché longtemps un moyen pratique de résoudre expérimentalement le problème posé. J'ai fini par trouver un procédé bien simple qui est le suivant.

*Technique définitive.* — On prend une larve de *Gastrophilus*. On sectionne la partie antérieure de l'animal (les deux premiers anneaux, par exemple). On retourne alors la larve comme un doigt de gant, en pressant avec une pointe mousse sur la partie postérieure. Le diaphragme d'origine des trachées se présente maintenant à découvert à une extrémité de l'animal.

On sectionne toutes les trachées qui en partent et restent béantes. On introduit une canule à l'intérieur de la larve retournée, on lie avec soin la larve sur la canule. On injecte alors par la canule le liquide à étudier. Celui-ci arrive en contact avec la surface externe de la larve (devenu interne par retournement), il vient presser sur la face externe de la plaque stigmatique et tend à pénétrer dans le système trachéen. En mettant d'autre part la canule en relation avec un manomètre, on peut facilement mesurer la pression sous laquelle le liquide est injecté à un moment donné.

On examine d'autre part les trachées au microscope binoculaire et on note la valeur de la pression, au moment où le liquide coloré parvient dans ces tubes capillaires.

On voit que, pour la réalisation de cette expérience, l'insecte choisi doit avoir des téguments assez mous pour qu'on puisse le retourner d'une manière complète. C'est la raison pour laquelle nous avons réservé l'étude de cette question jusqu'à présent. Tous les insectes étudiés jusqu'ici possédaient des téguments beaucoup trop rigides pour subir sans se briser la manipulation précédente.

#### **Application des notions acquises. Destruction in vivo des larves d'Oestre et d'une manière générale de tous les trachéates endoparasites.**

Les observations et expériences précédentes nous ont permis de nous faire une idée précise des moyens que possèdent les larves d'Oestre pour vivre pendant presque un an dans des conditions qui seraient fatales à brève échéance à la plupart des insectes ou de leurs larves.

Connaissant le plan de la forteresse, nous devons être bien préparés pour lui donner assaut. Il y a là, en quelque sorte, un critérium de l'exaetitude de la théorie que nous avons adoptée.

*Intérêt de la question.* — Les vétérinaires ne semblent guère



d'accord sur le degré de gravité des accidents produits par les larves d'Oestre (*Gastrophilus*) dans l'estomac du Cheval.

Bracy-Clark (1) y voyait un excitant salulaire une sorte de cautère qui devait activer la nutrition de l'animal. Chabert pensait, au contraire, que les accidents les plus graves et la mort résulteraient presque fatalement de la présence de ces larves dans l'estomac des Chevaux.

La vérité semble être intermédiaire entre ces deux opinions extrêmes. Et d'ailleurs, plusieurs circonstances doivent être envisagées qui aggravent ou diminuent le pronostic.

C'est d'abord l'âge de l'animal. Les poulains paraissent souffrir beaucoup plus que les adultes de la présence des larves dans leur tube digestif.

C'est ensuite le nombre des larves. Il est rare en France qu'un estomac de Cheval héberge plus d'une centaine de larves, mais dans d'autres contrées en Hollande et en Italie, par exemple, le parasite paraît être beaucoup plus abondant ; un même estomac peut en renfermer de 500 à 1000. La muqueuse est alors entièrement couverte par les larves, sa texture est absolument modifiée et l'organe est devenu impropre à tout acte digestif.

C'est enfin l'état sanitaire de la région dans laquelle vit l'animal. On a signalé des épidémies à porte d'entrée gastro-intestinale, très meurtrière pour le Cheval et dans lesquelles presque tous les animaux qui succombaient étaient porteurs de larves de *Gastrophilus*. Il semble bien évident que dans ce cas, les parasites ont joué le rôle d'inoculateurs. C'est là une notion importante de pathologie générale qui a été développée récemment par Metchnikoff et surtout par GULART (1910, p. 403). Ce n'est point le lieu de décrire les symptômes et les lésions de la maladie.

Rappelons seulement que la perforation de l'estomac et une péritonite mortelle consécutive ne sont pas très rares chez les jeunes Chevaux.

On voit donc que la question présente un assez grand intérêt pratique. Elle semblera beaucoup plus importante à résoudre,

(1) Cité par JOLY (1846) p. 96.

si on veut bien réfléchir que la solution sera sans doute valable pour toutes les larves d'insectes endoparasites, pourvues de stigmates, car ceux-ci sont toujours beaucoup moins protégés que ceux de nos larves de *Gastrophilus*.

Les progrès de la parasitologie montrent chaque jour que le nombre et l'abondance de ces larves est plus considérable qu'on ne l'avait cru tout d'abord, et que la pathologie humaine doit elle-même sérieusement compter avec ces hôtes dangereux, soit par eux-mêmes, soit surtout, comme véhicules et agents d'inoculation d'infections plus ou moins graves.

Voyons donc rapidement de quels moyens on disposait jusqu'à présent pour lutter contre ces parasites.

*Essai de destruction des larves d'Oestre par les anciens auteurs.*

JOLY (1846, p. 101) est un des auteurs qui ont essayé de traiter la question avec quelque méthode.

Voici, rangées par ordre d'activité, les substances qu'il conseille d'employer :

- 1<sup>o</sup> l'huile empyreumatique ;
- 2<sup>o</sup> l'alcool ;
- 3<sup>o</sup> l'huile d'olives ;
- 4<sup>o</sup> la potion d'aloès et de sulfate de soude ;
- 4<sup>o</sup> l'eau ordinaire ;
- 5<sup>o</sup> l'eau saturée de sel marin ;
- 6<sup>o</sup> l'huile de ricin.

Mais Joly n'accorde lui-même qu'une confiance bien médiocre à ses moyens thérapeutiques. Des larves plongées entièrement dans l'huile empyreumatique ont encore vécu pendant huit heures, et il avoue que, malgré l'emploi de la médication indiquée « les larves d'Oestre non seulement survivent, mais « encore restent attachées à la membrane interne de l'estomac. »

Joly a donc une tendance à se rattacher à l'opinion de quelques vétérinaires qui conseillent de combiner « l'huile de Dippel « avec l'éther sulfurique, dans l'idée que l'évaporation de cette « dernière liqueur, dans la cavité stomacale, pourrait, en quel-

« que sorte griser les larves, les empêcher de veiller à leur conservation, et les rendre encore plus attaquables par l'huile animale ».

D'après l'étude à laquelle nous nous sommes livrés, il est évident que l'emploi du liquide oléo-éthéré est « logique », puisque l'addition d'éther favorise singulièrement la pénétration de l'huile. Mais dans ce cas, les résultats obtenus *in vitro* ne sauraient être brutalement appliqués *in vivo*. On sait, en effet, ainsi que Cl. Bernard l'a montré, que la volatilisation de l'éther peut amener à l'intérieur du viscère une pression telle qu'il se rompt. Cet accident serait d'autant plus à craindre chez le Cheval, animal chez lequel les regurgitations sont presque impossibles.

RAILLET (1895) abordant le traitement de la maladie des Oestres avoue que :

« Lorsque les larves ont pénétré dans le tube digestif et s'y sont fixées, il est à peu près impossible de les éliminer. Les vétérinaires, depuis longtemps, ont reconnu que les purgatifs et les anthelmintiques les plus énergiques demeuraient à peu près sans action sur ces larves... Elles ne succombent que dans des liquides ou des gaz que l'organisme du Cheval serait incapable de supporter. »

GUIART (1910, p. 539), indique une potion composée de poudre de pyrèthre, d'eau bouillante et de sirop d'écorces d'oranges amères. Mais, bien qu'il s'agisse surtout d'atteindre des larves de mouches beaucoup moins protégées que celles de *Gastrophilus*, l'auteur ne se porte nullement garant de l'efficacité du remède qu'il indique.

Nous arrêterons ici ces citations ; elles me paraissent amplement suffisantes pour prouver que jusqu'ici les vétérinaires et les pathologistes s'avouent désarmés contre les larves d'insectes endoparasites (1).

(1) Il est bien entendu que je n'entends nullement traiter ici à fond cette question. Je n'ignore pas qu'on a beaucoup plus facilement raison des larves de Diptères ordinaires (*Sarcophaga*, *Anthomya*, *Piophilus*, etc.) que des larves d'Oestre.

*Etude de différents agents chimiques sur les larves de Gastrophilus.*  
*Essai méthodique de destruction.*

*Expérience 1.* — Comparaison de l'eau pure et des solutions diluées d'acide chlorydrique.

29 avril. — Un grand nombre de larves de *Gastrophilus equi* sont rapportées des abattoirs, détachées de la muqueuse, lavées dans l'acide chlorydrique à 1 pour 1000 et divisées en deux lots qui seront tous deux conservés dans l'étuve à 38 degrés.

1<sup>er</sup> Lot. — 42 larves sont placées dans H Cl à 1 pour 1000.

Au bout de 5 jours 96 pour 100 sont vivantes

— 8 — 81 — —

— 13 — 60 — —

— 20 — 40 — —

2<sup>e</sup> Lot. — 16 larves sont placées dans l'eau ordinaire.

Au bout de 5 jours 25 pour 100 sont vivantes

— 8 — 6 — —

— 13 — 0 — —

Ainsi, les larves survivent beaucoup plus longtemps dans une solution diluée d'acide chlorydrique que dans l'eau pure.

*Expérience 2.* — Même expérience que précédemment, mais on compare l'eau ordinaire à l'acide chlorydrique à 1,5 pour 1000.

La différence s'accroît encore, les larves vivant beaucoup plus longtemps encore dans cet acide moins dilué.

Ainsi, au bout de 8 jours, il y a une survie de 100 pour 100.

Au bout de 20 jours, il y a une survie qui dépasse 60 pour 100. alors que toutes les larves placées dans l'eau pure sont mortes depuis longtemps.

Cette condition très favorable créée par le milieu acide est un fait bien remarquable. Il y a là un phénomène d'adaptation qui semble bien en rapport avec la physiologie de l'estomac du Cheval.

En effet, ELLENBERGER (1890) « a constaté que lorsqu'un « nouveau repas va commencer, il subsisterait encore dans

« l'estomac quelques aliments du repas précédent, quand « même l'intervalle qui séparerait les repas serait de vingt-« quatre heures. » (1).

L'auteur ne dit pas que le contenu de l'estomac reste constamment acide, mais, d'après les lignes qui précèdent, il semble bien qu'il en soit ainsi.

Ainsi, voici un fait bien établi : à la température de 38 degrés (2), les larves de *Gastrophilus* ne peuvent pas vivre plus de quelques jours dans l'eau ordinaire contaminée. Elles vivent, au contraire, beaucoup plus longtemps (jusqu'à un mois), dans les solutions d'acide chlorhydrique faible, par exemple, d'un titre voisin de celui du suc gastrique.

*Essai méthodique de destruction.* — Ces expériences préliminaires étant faites, il nous faut maintenant aborder de face le problème de la destruction *in vitro* et *in vivo* de nos larves. Essayons de procéder méthodiquement en mettant en œuvre les principaux faits expérimentaux que nous avons établis.

Voici les conditions que doit remplir le liquide qui envahira le système trachéen et causera la mort de l'insecte.

Il doit mouiller la chitine ordinaire et aussi la chitine hydrofuge et cela *en milieu acide* ; il doit enfin posséder une tension superficielle très faible, afin de s'insinuer dans les replis de la bourse stigmatique par le mécanisme indiqué et de gagner de lui-même la plaque stigmatique qu'il franchira ensuite en raison d'une de ses autres qualités.

La réunion de ces différentes conditions élimine beaucoup de liquides avantageux pour la destruction des insectes ordinaires.

C'est ainsi que les corps gras et les essences ne peuvent être utilisés ; ne mouillant pas la bourse stigmatique, ils ne peuvent arriver jusqu'à la plaque et nous avons bien vu que les larves peuvent vivre fort longtemps complètement immergées dans l'huile.

(1) Cité par *Arloing*. Dictionnaire de Physiologie de Ch. Richet, Article Cheval p. 400.

(2) Température interne du Cheval.

Les solutions savonneuses sont à rejeter pour une autre raison ; elles ne sauraient agir en milieu chlorydrique puisqu'elles y sont décomposées.

Le milieu éthéré doit réussir, car il satisfait à toutes les conditions requises.

Certaines expériences déjà citées, nous ont montré, en effet, que l'huile éthérée envahissait rapidement le système trachéen.

Voici un essai de destruction tenté dans cette voie.

On prépare les flacons suivants :

A. Suc gastrique artificiel (1). . .	50 cent. cubes
B. Suc gastrique artificiel. . . .	50 —
Teinture de pyrèthre. . . . .	5 —
C. Suc gastrique artificiel. . . .	50 cent. cubes
Teinture de pyrèthre. . . . .	5 —
Ether . . . . .	5 —

Dans chacun des flacons, on place quatre larves : deux grosses et deux jeunes n'ayant encore que deux fentes stigmatiques à la plaque postérieure. Le tout est placé à 35 degrés.

*Résultats.* — Après 43 heures de séjour à l'étuve, on constate que dans :

A. Toutes les larves sont vivantes.

B. Les deux grosses larves sont vivantes, les deux petites mortes.

C. Les quatre larves sont mortes (les deux grosses présentent une très faible réaction musculaire quand on les excite violemment ; cette réaction cesse de se produire quelques heures après).

Ainsi : 1° Les jeunes larves sont beaucoup plus sensibles aux agents toxiques que les grosses.

2° L'éther a certainement hâté la pénétration du poison dans le système respiratoire.

Remarquons que les résultats obtenus ne sauraient d'ailleurs

(1) Macération de muqueuse hachée d'estomac de porc dans l'acide chlorydrique à 3 pour 1000.

nous satisfaire pour plusieurs raisons. D'abord, parce que l'intoxication est encore trop lente, puisque ce n'est qu'au bout d'une quarantaine d'heures qu'elle atteint les grosses larves ; ensuite et surtout parce que le procédé serait d'une application impossible *in vivo*. Il exige une trop forte proportion d'éther, ce qui amènerait chez le Cheval des accidents extrêmement graves, et d'autre part, l'éther fût-il capable d'agir en plus faible proportion, le procédé ne saurait encore convenir, l'éther disparaissant rapidement de l'estomac par volatilisation et absorption.

Dans ces conditions, il devenait nécessaire de chercher une autre solution au problème.

D'après ce que nous avons vu précédemment, les solutions de bile semblent bien devoir satisfaire à toutes les conditions imposées. Il nous faut cependant vérifier qu'elles sont bien capables de « mouiller » la chitine hydrofuge *même en milieu acide*.

Il est facile de s'assurer de ce fait, en plongeant des insectes aquatiques dans un mélange de : une partie de bile pour 90 parties d'acide chlorydrique à 1 pour 1000.

Dans un tel liquide, l'appareil trachéen des insectes et de leurs larves est envahi aussi rapidement que dans le même mélange de réaction neutre.

L'expérience suivante prouve que la bile a, par elle-même, une action néfaste sur les larves de *Gastrophilus*.

Des larves placées à 38 degrés vivent :

- |  |               |
|--|---------------|
| A. Dans la bile de bœuf pure.....  | 48 heures.    |
| B. Dans un mélange de 20 centimètres cubes<br>de bile et 100 centimètres cubes d'eau<br>ordinaire.....                           | 3 jours.      |
| C. Dans un mélange de 20 centimètres cubes<br>de bile et de 100 centimètres cubes d'a-<br>cide chlorydrique à 1,5 pour 1000..... | 3 à 10 jours. |
| D. Dans l'acide chlorydrique à 1,5 pour 1000<br>de .....   | 8 à 15 jours. |

Ainsi, il ne semble pas douteux que le contact de la bile soit néfaste pour les larves de *Gastrophilus*.

Cette constatation m'a amené à faire la remarque suivante qui avait, ce me semble, jusqu'ici échappé aux zootechniciens et aux vétérinaires.

Voici ce dont il s'agit :

Les animaux qui hébergent d'une manière *habituelle* dans leur estomac des larves de *Gastrophilus*, sont : le Cheval, l'Ane, le Zèbre, l'Éléphant, le Rhinocéros et le Chameau. Et d'autre part, la liste des Mammifères monogastriques qui ne possèdent pas de vésicule biliaire est *identique* à la précédente (1). DASTRE, (1897, p. 146). Il me semble, surtout si on veut bien tenir compte de ce qui précède, qu'il y a là plus qu'une simple coïncidence. Il n'est peut-être pas téméraire de supposer que chez les animaux porteurs d'une vésicule biliaire, la bile peut, à un moment donné, refluer abondamment dans l'estomac, venir en quelque sorte inonder les parois de ce viscère et faire subir aux larves fixées sur elles une action d'autant plus néfaste qu'elles seront plus jeunes.

Il y a là, semble-t-il, un mécanisme de défense qui ferait défaut chez les animaux dépourvus de vésicule. Les *Gastrophilus* se seraient adaptés à peupler cette « place vide ».

Je n'ignore pas que la théorie que je propose est passible de quelques objections. Et d'abord, on a signalé la présence de larves d'Oestre *dans l'intestin* du Cheval ; une des espèces doit même son nom à cet habitat (*Gast. duodenalis* Schwab.), mais il semble bien d'après les dires des auteurs compétents que cette larve se localiserait dans le duodenum, *immédiatement à la sortie de l'estomac*, en un point, par conséquent, où il est possible que la réaction reste toujours plus ou moins acide, et où la bile ne puisse jamais parvenir.

D'autre part, RAILLET (1894, p. 541) a réuni plusieurs obser-

(1) Il faut cependant remarquer que le Tapir ne possède pas de vésicule biliaire ; on n'a pu encore, que je sache, signaler de larve de *Gastrophilus* dans son estomac, mais il serait nécessaire d'étudier l'animal à ce point de vue.



vations de larves d'Oestre ayant envahi l'estomac du Blaireau, de la Hyène et du Chien.

Le même auteur relate dans le travail en question un certain nombre d'essais de contamination du Chien par des larves de *Gastrophilus*, provenant de l'estomac du Cheval.

Il arrive à cette conclusion que cette contamination est « possible » ; c'est exact, mais la lecture attentive de la relation de ses expériences montre qu'elle n'est qu'« exceptionnelle ». Le plus grand nombre des larves ingérées est rejeté presque immédiatement et une grande partie des autres est éliminée les jours suivants avec les excréments. Sur une très grande quantité de larves introduites dans l'estomac de quatre Chiens, deux seulement ont persisté pendant quinze jours, dans l'intérieur du viscère. Evidemment, elles ne s'y plaisent pas et rien ne prouve qu'elles seraient capables d'y achever leur développement.

Il serait fort intéressant de reprendre ces expériences comparativement chez un chien normal et chez un autre animal, qu'on aurait privé de vésicule biliaire. J'espère pouvoir apporter prochainement les résultats d'expériences entreprises dans cette voie.

J'ai bien fait remarquer précédemment que tous les animaux considérés étaient *monogastriques*. Il existe aussi des types *polygastriques* dépourvus de vésicule biliaire. Ceux-ci ne sont point habituellement envahis par les larves d'Oestre, mais sans doute pour une autre raison. Nous avons vu, en effet, que ces larves semblaient exiger dans le milieu qui les entoure une réaction acide permanente ou tout au moins très fréquente. Il est donc probable que les jeunes larves arrivant dans le premier compartiment des estomacs polygastriques des ruminants succomberaient rapidement dans ce milieu neutre et très contaminé.

*Addition de substances antiseptiques à la bile.* — La bile exerce une action nocive sur nos larves, le fait n'est pas douteux, mais pour amener la mort, le séjour dans ce liquide

doit être encore d'assez longue durée. Ne pourrait-on de beaucoup raccourcir le contact en incorporant à la bile une substance nocive pour l'insecte et peu toxique pour la larve?

C'est la question que je me suis posée et que j'ai essayé de résoudre par quelques expériences. Voici de quelle manière elles ont été conduites : Chaque larve était placée dans un tube à insecte, contenant 15 centimètres cubes de bile de bœuf à laquelle on ajoutait un nombre variable de gouttes (1 à 5) d'essences diverses. Les tubes étaient conservés à 38 degrés.

*Résultats.* — Ils sont inattendus. En effet, certains produits abrègent considérablement la durée de la survie de la larve dans la bile. Il en est ainsi pour l'essence d'ail, pour le sulfure de carbone, mais surtout pour l'essence de moutarde. Celle-ci amène la mort complète en deux heures environ ; mais, en réalité, l'action de cette essence est encore plus avantageuse, car une larve qui a séjourné moins d'une heure dans la bile additionnée d'essence de moutarde et qui est ensuite reportée dans l'acide chlorydrique à 2 pour 1000 ne tarde pas à succomber.

Il est donc probable que *in vivo* des larves auraient subi pendant quelque temps l'action de ce liquide, se détacheraient de la muqueuse et seraient expulsées les jours suivants.

Le procédé est-il pratique? L'ingestion de bile de bœuf additionnée d'essence de moutarde, parviendrait-elle à débarrasser le cheval des larves qui encombrant son estomac, sans produire de lésions graves de la muqueuse et sans amener de phénomènes d'intoxication?

Je serais assez disposé à le croire, mais l'expérience seule peut décider.

Des considérations d'ordre pratique m'ont empêché jusqu'à présent de la réaliser. Je dois dire d'ailleurs que je ne le regrette pas outre mesure, car, la suite de ces recherches m'a incité à poursuivre mes essais dans une voie latérale que je crois meilleure.

J'ai dit, en effet, précédemment que certains résultats étaient inattendus.

En effet, à l'encontre des substances qui accroissent l'effet nocif de la bile, il en est d'autres qui diminuent cette toxicité, qui prolongent la vie de la larve dans la bile. Je citerai les essences d'*Anis* et d'*Eucalyptus*, les aldéhydes benzoïque et salicylique et probablement encore beaucoup d'autres produits.

Comment expliquer ce résultat paradoxal? La réponse est facile si l'on étudie le mécanisme de la mort des larves plongées dans la bile pure ou même dans l'eau. On voit, en effet, que ces insectes sont rapidement envahis par des champignons inférieurs, des Mucédinées. La bile sert sans doute de véhicule aux spores, les introduit dans les replis de la bourse stigmatique, les amène peut-être au contact de la plaque stigmatique ou même à l'intérieur du système trachéen. Ces spores ne tardent pas à germer et peu de jours après la mort, on voit sortir de longs filaments au niveau des fentes stigmatiques.

Dans les mêmes liquides additionnés des substances précédemment citées, l'envahissement par les champignons n'a pas lieu; les essences d'*Anis* ou d'*Eucalyptus*, les aldéhydes ont joué le rôle d'antiseptiques, ont détruit les spores ou tout au moins ont empêché leur germination; elles suppriment donc une des causes de la mort de la larve, celle qui est d'ordre infectieux; quant à la seconde cause, celle qui est d'ordre toxique, elle subsiste et finit par entraîner la mort de la larve.

La constatation de ces faits inattendus m'a suggéré l'idée d'essayer de détruire les larves d'Oestre, en incorporant à la bile des spores de champignons entomophyles. Il semble, en effet, que ce procédé se rapproche beaucoup de celui qui intervient dans la nature pour la destruction de ces parasites. Il a d'autre part toute chance d'être inoffensif pour les hôtes qui hébergent ces larves, c'est là un argument de grande

valeur. On voit que je suis tout naturellement amené à une question de physiologie cryptogamique.

Elle fait l'objet d'un second mémoire.

*En résumé*, l'appareil respiratoire des larves de *Gastrophilus* est parfaitement adapté aux conditions très spéciales et très défavorables dans lesquelles ces insectes vivent pendant presque un an.

1° Il permet à ces larves de vivre et de croître (lentement à la vérité) dans un milieu très pauvre en oxygène.

Les cellules trachéennes semblent jouer le rôle de véritables *branchies internes*.

2° Au point de vue de la protection contre l'envahissement des corps gras et des microorganismes, l'appareil stigmatique des larves de *Gastrophilus* présente des qualités extrêmement remarquables. Les moyens mis en œuvre sont ceux que nous avons déjà rencontrés, mais développés et perfectionnés.

La connaissance exacte de ces phénomènes pouvait seule permettre d'aborder avec quelque chance de succès des essais de destruction *in vivo* de ces dangereux parasites.

Le liquide qui sera capable de surmonter successivement tous les obstacles accumulés en avant de l'entrée des trachées doit satisfaire à des conditions multiples. Il se trouve que la bile les remplit toutes.

Or, il est bien remarquable de constater que les animaux habituellement parasités appartiennent tous au type monogastrique et sont *tous dépourvus de vésicule biliaire*. Il est donc probable que leur estomac ne peut être envahi par la bile refluant abondamment de l'intestin.

La bile a, par elle-même, une action néfaste sur ces larves.

L'addition d'essence de moutarde augmente beaucoup son efficacité.

L'addition de spores de champignons entomophiles à la bile donnera probablement des résultats encore meilleurs pour la destruction *in vivo* de ces larves.

## Résumé et Conclusions générales

### PREMIÈRE PARTIE

#### *Recherches sur la digestion des Dytiscides et Hydrophilides (larves et imagines).*

1<sup>o</sup> Les larves des Dytiscides ont subi dans la morphologie de leur appareil digestif une série de modifications qui aboutissent à une adaptation étroite au milieu liquide.

Leur armature buccale dérive du type broyeur. Les mandibules seules bien développées se présentent sous la forme de deux crochets acérés creusés suivant leur longueur d'un canal capillaire.

Le tube digestif composé des trois parties habituelles présente deux particularités importantes : présence de glandes dans l'œsophage, développement d'un énorme cœcum aboutissant dans le rectum.

La larve se précipite sur toute proie mobile et lui enfonce ses crochets dans les tissus. Elle la paralyse d'abord par une sécrétion toxique (glandes œsophagiennes), puis lui injecte un liquide noirâtre (intestin moyen) riche en zymases.

Une digestion des tissus de la larve se produit *in situ*. La larve aspire le liquide enrichi de produits de digestion et procède à une nouvelle injection.

Les phénomènes d'injection et d'aspiration se répètent en alternant jusqu'à ce que tous les tissus mous aient été entièrement absorbés.

On a un *appareil d'épuisement* fonctionnant dans l'eau, mais sans communication avec ce milieu.

2<sup>o</sup> Les *imagines* du même groupe ont un appareil digestif très différent en apparence.

En réalité, le mécanisme reste le même que chez la larve.

L'*épuisement* des tissus se fait à l'intérieur du jabot ; les débris chitineux inutilisables sont rejetés au-dehors.

Parmi les zymases présentes dans le suc digestif de la larve et

de l'*imago*, il faut signaler la présence d'une trypsine et, sans doute, d'une tyrosinase.

3<sup>o</sup> Chez les Hydrophilidés (larves et *imagines*), la bouche est restée perforée, l'armature du type broyeur est très développée. La proie maintenue entre les pièces buccales est imprégnée de suc digestif. Un début de digestion des tissus se produit encore *in situ*. Le phénomène est moins accentué et moins frappant que dans le cas précédent. La larve évite le contact de l'eau en soulevant sa tête et la recourbant en arrière, jusqu'à toucher la partie dorsale qui sert de table. L'adaptation au milieu aquatique est moins parfaite que chez les Dytiscides.

Le cœcum (Dytiscides), l'ampoule rectale (larves d'Hydrophilides) sont des appareils de « lavage rectal ». Ils projettent au loin les résidus de la digestion ; la contamination de l'appareil stigmatique (voisin de l'anus) est ainsi évitée.

Chez les *imagines* des Hydrophilides, le même résultat est obtenu par un moyen très différent (enrobage des résidus digestifs par une enveloppe sécrétée par l'intestin).

## DEUXIÈME PARTIE

### *Recherches sur l'appareil respiratoire des insectes aquatiques et de leurs larves.*

L'étude porte presque uniquement sur l'appareil stigmatique.

1<sup>o</sup> La chenille de *Nymphula stratiotata* (Lépidoptère), appartient certainement au type *apneustique*. Tous ses stigmates, même ceux qui sont très apparents sont clos. Les échanges gazeux se font au moyen de branchies trachéennes.

2<sup>o</sup> Les larves d'Odonates nous offrent un type de transition. En dehors de leurs branchies trachéennes rectales, elles possèdent des *stigmates perméables*.

Ceux des larves étaient tout à fait inconnus, ils sont très petits, situés ventralement à la jonction du méta-thorax et de l'abdomen. Ceux des nymphes, beaucoup plus gros, sont situés à la jonction du prothorax et du méso-thorax. Bien que

perméables à l'air, ces stigmates ne se laissent pas pénétrer par les corps gras (mode de structure particulier).

Ils paraissent servir surtout au moment de l'éclosion.

3<sup>o</sup> L'étude des insectes (larves et imagines) respirant uniquement au moyen de stigmates révèle les faits suivants :

a. L'eau ne peut envahir le système trachéen, parce qu'elle est arrêtée à l'entrée du stigmate par un anneau de chitine hydrofuge.

b. Les phénomènes respiratoires sont d'ailleurs inhibés par le contact de l'eau avec les bords du stigmate (arrêt réflexe).

c. Les corps gras et leurs solvants pénètrent dans le système trachéen. La cause de cet envahissement est dû au même phénomène capillaire qui s'opposait à la pénétration de l'eau.

d. Les larves aquatiques métapneustiques (Dytiscides, Hydrophilides) présentent à la région postérieure du corps un appareil qui leur permet d'éviter la pénétration des corps gras. C'est une *bourse prestigmatique* de « chitine mouillable » qui vient, au moment du besoin, recouvrir et protéger les stigmates. Ce mode de protection varie d'efficacité suivant les types considérés.

e. Les insectes aquatiques résistent beaucoup mieux que les insectes terrestres à l'envahissement du système trachéen par les corps gras. Plusieurs mécanismes de défense interviennent dans ce cas (expulsion par chasse gazeuse, etc.) ; le principal de ces mécanismes appartient encore aux phénomènes capillaires. Le tube envahi se vide par capillarité dans un tube de section plus faible ou dans les mailles d'une substance spongieuse ; la perméabilité des trachées principales se trouve ainsi rétablie.

f. Par exception, la chenille d'un genre de Lépidoptères (*Hydrocampta*) ne présente aucune des modifications décrites. Son appareil stigmatique peripneustique est normal. Elle s'est parfaitement adaptée au milieu aquatique en construisant un fourreau doublé de soie.

g. Le revêtement gazeux de certains insectes (Hydrophi-

lidés, Hémiptères) tient à la présence de poils chitineux imprégnés d'une substance hydrofuge et sans doute à la sécrétion d'un liquide doué de propriétés particulières (faible tension superficielle et forte viscosité).

4<sup>e</sup> Les larves de *Gastrophilus* qui vivent presque un an à l'intérieur de l'estomac des Solipèdes ou des Pachydermes présentent une sorte de synthèse de tous les perfectionnements apportés à l'appareil respiratoire des larves aquatiques. Cette adaptation poussée jusqu'à ses dernières limites était seule capable de permettre à ces insectes de vivre dans un milieu aussi contaminé et si propre à envahir le système trachéen.

La connaissance approfondie de cet appareil si compliqué peut seule donner l'espoir de tenter avec quelque chance de succès la destruction de ces dangereux parasites.

Le liquide employé doit satisfaire à de multiples conditions. L'expérience prouve que la bile atteint complètement le but proposé.

Les animaux habituellement parasités par les larves d'Oestre sont précisément ceux qui *ne possèdent pas de vésicule biliaire, tout en étant monogastriques.*

La bile exerce une action nocive sur ces larves. Cette action est très accrue par l'addition de certaines essences (essence de moutarde).

Un mode de destruction d'une efficacité plus certaine et d'une innocuité plus complète pour l'hôte consistera probablement à employer de la bile additionnée de spores de champignons entomophiles.

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ARISTOTE. *Historia animalium* lib. 4, cap. 8.
1873. BAR. Sur un genre nouveau de Lépidoptères de la tribu des Bombycides. (*Annales de la Société entomologique de France*, p. 297.)
1881. BEDEL (Louis). Faune des Coléoptères du bassin de la Seine. (*Paris, Société entomologique.*)



1875. BERG (Dr CHARLES). Remarques sur une nouvelle chenille aquatique. (*Annales de la Société entomologique de France*, p. 183.)
1909. BERLESE (ANTONIO). Gli insetti. (Milano, *Società editrice libraria*.)
1896. BERTRAND (G.). Sur une nouvelle oxydase ou ferment soluble oxydant d'origine végétale. (*Compt. rendu Acad. sciences*, p. 1215.)
1893. BIZZOZERO. Ueber die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut. (*Archiv. für mikroskop. Anat.*, Bd. XLII.)
1868. BLANCHARD (E.). Métamorphoses, mœurs et instincts des insectes.
1901. BORDAS (L.). Morphologie de l'appareil digestif des Dytiscides. (*Compt. rend. Acad. sci.*, vol. CXXII, p. 1580.)
1904. BORDAS (L.). Anatomie et structure histologique du tube digestif de l'*Hydrophilus piceus* L. et de l'*Hydrous caraboides* L. (*Comp. rend. Soc. biol.*, vol. LVI, p. 1100.)
1906. — L'ampoule rectale des Dytiscides. (*Compt. rend. Soc. biol.*, vol. LVIII, p. 503.)
1908. BROCHER (Dr F.). Recherches sur la respiration des insectes aquatiques adultes. (*Bulletin de la Société zoologique de Genève*, t. I, p. 189.)
1909. — Recherches sur la respiration des insectes aquatiques adultes. La Notonecte. (*Annales de Biologie lacustre*, t. IV.)
1910. — Les phénomènes capillaires. Leur importance dans la biologie aquatique. (*Annales de biologie lacustre*, t. IV, 1910.)
1856. BROWN. Chenille d'*Acentropus*. (*Northern entom. Soc.*)
1815. BRACY-CLARK. An essay on the bots of Horses and others animals. London.
1881. BURGESS (EDWARD). The structure of the mouth in the larva of *Dytiscus*. (*Proceedings of the Boston Soc. of nat. History*, vol. XXI, 1881, p. 223.)
1832. BURMEISTER. Handbuch der Entomologie. Atlas, pl. X, fig. 4.
1827. CARUS (C. G.). Entdeckung eines Blutkreislaufes in den Larven. (*Leipzig*.)
1798. CUVIER (G.). Mémoire sur la manière dont se fait la nutrition chez les Insectes.
1897. DASTRE (A.). Article Bile du Dictionnaire de Ch. Richet. (Paris, Félix Alcan.)
1888. DEWITZ (H.). Etnehmen die Larven der Donacien vermitst Stigmen oder Atemröhren der Luftraumen der Pflanzen die sauerstoffhaltige Luft ? (*Berlin. Ent. Zeitschr.* 32 Jahrg.).

1890. — Einige Beobachtungen betreffend das geschlossene Tracheensystem bei Insekten. (*Zoll. Anzeiger*. Bd. XIII, p. 500 et 525.)
1899. DIERCKX (F.). Sur la structure des glandes anales des Dytiscides et le prétendu rôle défensif de ces glandes. (*Compt. rend. Acad. sci.* t. CXXVIII, p. 1126.)
1824. DUFOUR (LÉON). Recherches sur les Carabiques. (*Ann. des sciences naturelles*, 1<sup>re</sup> sér. t. III, p. 218.)
1834. — Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères, les Hyménoptères et les Névroptères. (Paris)
1841. — Recherches anatomiques et physiologiques sur les larves de Libellules. (*Mem. pres à l'Acad. des sci.* t. VII.)
1823. DUMERIL (C.). Considérations générales sur la classe des insectes. (Paris).
1872. DUNNING. On the Genus *Acentropus*. (*Trans. Ent. Soc. London*, p. 121.)
1818. DUTROCHET. Recherches sur la métamorphose du canal alimentaire chez les insectes. (*Journal de physique*, t. LXXXVI.)
1818. — Ueber die Metamorphose des Darmkanals der Insecten. (*Meckel. Deutsches Archiv. für die Physiologie*, t. IV, p. 285.)
1890. ELLENBERGER (W.). Vergleichende Physiologie der Haussäugethiere. (Berlin.)
1899. ENDERLEIN (G.). Die Respirations-organe der Gastriden. (*Sitzungsberichte de Kais. Akad. d. Wiss.*, Bd CVIII. Wien.)
1906. ERRERA (L.). Comment l'alcool chasse-t-il les bulles d'air ? (*Recueil de l'Institut botanique de Bruxelles*, t. II, p. 111.)
1903. FURTH (OTTO. VON). Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. (*Jena, Gustav. Fischer*.)
1774. GEER (BARON CHARLES DE). Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. (*Stockholm, Pierre Hesselberg*.)
1904. GESSARD (C.). Sur deux phénomènes de coloration dus à la tyrosinase. (*Compt. rend. Soc. biol.*, t. LVI, p. 285.)
1869. GRABER (V.). Zur näheren Kenntniss des Proventriculus und der Appendices ventriculaires bei den Gryllen und Laubheuschrecken. (*Wien Sitzungsber. math. naturw. Cl. Bd. LIX*, 1.)
1909. GUÉNAUX (GEORGES). Entomologie et parasitologie agricoles. (Paris, J.-B. Bailliére et fils.)
1910. GUIART (J.). Précis de parasitologie. (Paris, J.-B. Bailliére.)
1881. HAGEN (Dr II. A.). Einwürfe gegen Dr Palmen's Ansicht von der Entstehung des geschlossenen Tracheensystems. (*Zoll. Anzeiger*, p. 404.)
1866. HAY (MATHEWS). Textbook of Humann Physiology (2<sup>e</sup> Edition)

1896. HENNEGUY (L. FÉLIX). Leçons sur la cellule. (*Paris, Carré.*)
1904. — Les Insectes. (*Paris, Masson.*)
1846. JOLY. Recherches sur les Oestrides en général et particulièrement sur les Oestres qui attaquent l'Homme, le Cheval, le Bœuf et le Mouton. (*Lyon, de Barret.*)
1878. JOUSSET DE BELLESME) Des phénomènes physiologiques de la métamorphose chez la Libellule déprimée. (*Paris, Germer-Bailliére.*)
1908. KOLLMANN (MAX). Recherches sur les leucocytes et le tissu lymphoïde des invertébrés. (*Thèse. Faculté des Sciences., Paris, Masson.*)
1881. KRANCHER (OSCAR). Der Bau der Stigmen bei den Insekten. (*Leipzig. Wilhelm. Engelmann, 1881.*)
1873. LABOULBÈNE (D<sup>r</sup> ALEXANDRE). Observations sur le genre *Palustra*. (*Annales de la Société entomologique de France, p. 303.*)
1900. LAVERAN. Au sujet de la destruction des larves de moustiques par l'huile et le pétrole. (*C. R. Soc. de biol. t. LII, p. 48.*)
1899. LÉGER et DUBOSCQ (O.). Sur les tubes de Malpighi des Grillons. (*C. R. Soc. de Biol., 2<sup>e</sup> sér. t. I.*)
1829. LYONET. Anatomie de différentes espèces d'insectes. (*Mémoires du Muséum d'histoire naturelle. t. XVIII, p. 377.*)
1908. LOEB (J.). La dynamique des phénomènes de la vie. (*Paris, Alcan, 1908.*)
1903. MACGILLIVRAY (ALEX. D.). Aquatic *Chrysomelidæ*. and a table of the families of Coleopterous larvæ. (*New-York State Museum Bulletin 68. Entomology 18., p. 288.*)
1892. MARCHAL (P.). Sur la motilité des tubes de Malpighi. (*Bull. Soc. entom. de France. t. LXIII.*)
1895. MEIJÈRE (D<sup>r</sup> J. H. DE). Ueber zusammengesetzte Stigmen bei Dipteren-larven. nebst einem Beitrag zur Metamorphose von *Hydromyza livens*. (*Tidscherift voor Entomologie acht-en dertigste deel.*)
1901. METCHNIKOFF (ELIE). L'immunité dans les maladies infectieuses. (*Paris, Masson.*)
1903. MIALL. The natural history of aquatic insects. (*London Macmillan and Co.*)
1859. MILNE-EDWARDS. Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. (*Paris.*)
1889. MINGAZZINI (P.). Ricerche sul canale digerente dei Lamellicorni fitofagi (Larve e Insetti perfetti). (*Mittheil. Zool. Station zu Neapel Bd. IX.*)

1830. MÜLLER (J.). De glandularum secernentium structura penitiori, pl. VIII, fig. 3.
1896. NAGEL (Dr A. WILIBALD). Ueber eiweissverdauenden Speichel bei Insektenlarven. (*Biolog. Cent.* Bd. XVI., p. 51-57 u. 103-112).
1811. NITZSCH. Ueber das Atmen der Hydrophiliden. (*Reil. u. Autenrieth's Archiv. f. Physiologie* Bd. X, p. 440-458, pl IX.)
1837. NUMAN (A.). Ueber die Bremsenlarven im Magen der Pferde. Aus dem Holländischen von L. Hertwig (*Magazin für Thierheilkunde.*)
1869. OUSTALET (E.). Note sur la respiration chez les nymphes des Libellules. (*Ann. d. sciences nat. Zool.*, série 5, vol. XI.)
1877. PALMEN (Dr J. A.). Zur Morphologie des Tracheensystems. (*Leipzig Wilhelm Engelmann.*)
1876. PASTEUR. Etudes sur la bière. (Paris.)
1848. PERRIS (E.). Histoire des Métamorphoses de la *Donacia sagittariae*. (*Annales de la Société entomologique de France*, p. 33 à 48.)
1872. PLATEAU (FÉLIX). Résistance à l'asphyxie par submersion, action du froid, action de la chaleur, température maximum. (*Bull. Acad. roy. de Belgique*, série 2, t. XXXIV.)
1874. — Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les Insectes. (Bruxelles, Imprimerie de l'Académie royale de Belgique.)
1873. PLATEAU (J.). Statique expérimentale et théorique des liquides soumis aux seules forces moléculaires. (Paris, Gauthier-Villars.)
1899. PRENANT (A.). Terminaison intracellulaire et réellement cytoplasmique des trachées chez la larve de l'Oestre du cheval. (*Compt. rendus. Soc. de biologie*, p. 507.)
1900. — Notes cytologiques. Cellules trachéales des Oestres. (*Archives d'Anatomie microscopique*, vol. III, p. 293.)
1894. RAILLET (A.). Recherches sur l'origine des larves d'Oestridés de l'estomac du Chien. (*Compt. rendus Société de Biologie*, t. XLVI.)
1895. — Traité de zoologie médicale et agricole. (Paris, Asselin et Houzeau.)
1811. RAMDOHR (Dr KARL AUGUST). Abhandlung über die Verdauungswerkzeuge der Insecten. Halle 1811.
1738. RÉAUMUR. *Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes*, t. IV, p. 541 et t. V, p. 66.

1898. RENGEL. Ueber die periodische Abstossung und Neubildung des gesammten Mitteldarmepithels bei *Hydrophilus*, *Hydrous*, u. *Hydrobius*. (*Zeitsch. f. Zool.* Bd. LXIII, p. 440.)
1900. SANDERSON (E. D.). The larvæ of *Donacia piscatrix* Lac. and *crassipes*, Fab. (*Can. Ent.*, p. 252.)
1887. SCHMIDT-SCHWEDT. Ueber Athmung der Larven und Puppen von *Donacia crassipes*. (*Berlin. Ent. Zeitschr.* 31 Jahrg.)
1889. — Noch einmal über der Athmung der Larven von *Donacia crassipes*. (*Berlin. Ent. Zeitschr.* p. 299.)
1909. SERGENT (EDMOND). Modification expérimentale d'une habitude héréditaire chez un Moustique. (*C. R. Soc. biol.*, 1909, vol. LXVI, p. 408.)
1849. SIEBOLD (VON). Manuel d'anatomie comparée.
1737. SWAMMERDAM. Bijbel der natuure.
1881. TAPPEINER (H.). Die Darmgase der Pflanzenfresser. (*Ber. d. d. chem. Ges.* Bd., XIV, p. 2375-3381.)
1882. — Vergleichende Untersuchungen der Darmgase. (*Zeitschr. f. physiol. Chemie.* Bd. VI p. 303.)
1883. — Die Gase des Verdauungsschlauches der Pflanzenfresser. (*Zeitschr. f. Biologie*, Bd XIX. p. 228-255.)
1712. VALLISNERI. Esperienze e osservazioni intorno all'origine, sviluppi e costumi di varj insetti, p. 117-154.
1886. VANGEL. Beiträge zur Anatomie, Histologie und Physiologie der Verdauungsapparats des Vasserkäfers. (*Hydrophilus piceus*.) Nat. Hefte. Pest. Bd X., 1886, p. 190.
1896. WAUTHÉY. Gaz. de l'estomac. (*Thèse.* Lyon.)
1890. WISTINGHAUSEN. (C. von). Ueber Trachchenendigung in den Sericiterien der Raupen. *Zeitschr. f. wissensch. Zool.* Bd. XLIX.
- YUNG (EMILE). Recherches sur la digestion des poissons. (*Arch. zool. exp.* vol. VII, 3<sup>e</sup> série, p. 122.)

### Explication des planches

#### PLANCHE I

##### Larve de *Dyticus*. Proies digérées.

- FIG. 1. Larve de *Dyticus marginalis*. Intestin moyen. Coupe longitudinale. (Le revêtement musculaire n'a pas été complètement figuré.) Ep : Epithelium intestinal; Gl : Glandes en tube de l'intestin moyen; M. l. : Muscles longitudinaux.
- FIG. 2. Une portion de la coupe précédente vue à un grossissement plus considérable. Mêmes lettres que pour la figure 1.
- FIG. 3. Sang de Chien soumis pendant vingt minutes à l'action du suc digestif de la larve de Dytique. a, b, c. : Globules présentant un volumineux corpuscule intérieur inten

sément coloré par l'hématoxyline; *d, e* : Globules présentant un corpuscule d'un volume plus restreint.

FIG. 4. Caillot de sang de Grenouille soumis pendant trente minutes à l'action du suc digestif de larve de Dytique; *g* : Globules dont le protoplasma, seul altéré, présente de nombreuses granulations colorées par l'éosine; *n* : Noyaux gonflés mis en liberté par destruction du globule.

FIG. 5. Rein de Chien soumis pendant vingt minutes à l'action du suc digestif de la larve de Dytique. Fixation au liquide de Bouin. Coloration à l'hématoxyline ferrique et à l'éosine. *a* : Travées de tissu conjonctif interposé entre les tubes urinifères avec leurs noyaux. L'épithélium rénal a disparu; *b, b'* : Tissu conjonctif dont les noyaux ont disparu; *c* : Amas de noyaux; *d* : Amas de cellules épithéliales provenant de la desquamation des tubes urinifères.

FIG. 6. Muscle de Mouton ayant subi pendant vingt-quatre heures le contact intermittent du suc digestif de la larve de Dytique. Liquide de Bouin. Hématoxyline ferrique. *a, a'* : Faisceaux musculaires; *b* : Tissu conjonctif interfasciculaire; *b, l* : Espace conjonctif infiltré par une culture de Microcoques.

FIG. 7. Portion plus grossie de la même coupe afin de montrer la disposition des Microcoques dans le tissu conjonctif et leur infiltration dans le tissu musculaire.

## PLANCHE II

### *Larve et Imago de Dytique.*

FIG. 8. Tube digestif de larve de Dytique ayant ingéré douze heures auparavant une proie contenant du carmin en poudre. *œ* : Oesophage; *V. c.* : Ventricule chylique; *I* : Intestin postérieur entouré des tubes de Malpighi; *Cœ* : Cœcum; *R* : Rectum. A travers les parois du tube digestif, on voit le carmin de couleur rouge.

FIG. 9. *Dyticus marginalis* (Imago). Gésier isolé vu par la partie supérieure. *D, D* : Grandes dents; *d, d* : Petites dents.

FIG. 10. Même organe étalé après avoir été fendu au milieu d'une grande dent.

FIG. 11. Une gouttière du gésier comprise entre deux dents voisines a été étalée. *G* : Gouttière étalée montrant sa chitine gaufrée; *P, P* : Longs poils chitineux filtrants limitant la gouttière.

FIG. 12. *Dyticus marginalis* (Imago). Jabot, partie inférieure. Portion d'une coupe transversale. *Ch. chit.* : Epaisse couche chitineuse interne stratifiée; *Cl.* : Cils chitineux; *Ep. chit.* : Epithélium chitinogène; *M. l.* : Muscles longitudinaux; *M. c.* : Muscle circulaires.

FIG. 13. *Dyticus marginalis* (Imago). Intestin moyen. Portion d'une coupe transversale. *g. l.* : Culs-de-sacs glandulaires; *i. p.* : Epithélium de ces organes; *Fr.* : Franges épithéliales de l'embouchure des glandes; *M.* : Muscles coiffant les culs-de-sac glandulaires et formant sphincter à leur embouchure.

FIG. 14. Partie de la figure précédente plus fortement grossie.

## PLANCHE III

### *Dytique (Imago) et larve de Gastrophilus.*

FIG. 15. Dytique (Imago). Intestin postérieur. Coupe transversale. *Ep.* : Cellules épithéliales, à protoplasma strié revêtues d'une couche de chitine sur leur face interne. *M. c.* : Muscles circulaires; *M. l.* : Muscles longitudinaux; *Tr.* : Trachées; *T. M.* : Tubes de Malpighi; *M. c.* : Muscles circulaires situés à leur surface externe.

FIG. 16. Dytique (Imago). Cœcum intestinal. Coupe transversale. *Ch. chit.* : Revêtement chitineux stratifié limitant la lumière du cœcum; *Ep.* : Epithélium chitinogène; *M. c.* : Muscles circulaires; *M. l.* : Muscles longitudinaux; *Tr.* : Trachées.

FIG. 17. *Hydrocharis caraboides* (Larve). Intestin moyen. Coupe longitudinale. *Gl.* : Un cul-de-sac glandulaire; *Ep.* : Son épithélium.

- FIG. 18. *Gastrophilus equi*. (Larve.) Cellules trachéales voisines de la plaque stigmatique envahies par le liquide oléo-éthéré coloré par la cyanine. *Tr.* : tronc trachéen venant s'insérer latéralement sur une grosse trachée conique ; *C. tr.* : Cellule trachéale dont les capillaires sont remplis par le liquide violet.
- FIG. 19. *Gastrophilus equi*. (Larve.) Une portion de la plaque stigmatique postérieure ; *c. c.* : Dents chitineuses formant la sole de l'étrier ; *c' 1.* : Une dent bifurquée en Y ; *f.* : Fente stigmatique dont les bords sont garnis de poils chitineux très fins et très serrés.
- FIG. 20. La même fente stigmatique vue à un grossissement plus considérable afin de montrer la disposition pectiniforme des poils chitineux.
- FIG. 21. *Gastrophilus equi*. (Larve.) Schéma général de l'appareil respiratoire. *L. P.* : Lèvres chitineuses limitant la bourse stigmatique ; *Pl. st.* : Plaque stigmatique. La moitié droite seule est représentée ; elle porte trois stigmates linéaires courbes ; *Pl. sp.* : Plaque spongieuse doublant la plaque stigmatique sur sa face interne ; *an.* : Anneau spongieux doublant la plaque spongieuse sur sa face interne ; *a. t.* : Atrium s'étendant entre le diaphragme d'origine des trachées et la plaque spongieuse ; *t. c.* : Trachée conique portant sur son pourtour les trois sortes d'appendices suivants ; *cl. tr.* : Cellules trachéales rouges ; *cl. tr. 1.* : Cellules trachéales roses (Le protoplasma de la cellule commence à s'infiltrer de graisse) ; *cl. tr. 2.* : Cellules trachéales voisines de la plaque stigmatique et non encore imprégnées de pigment ; *t. l.* : Trachée longitudinale ; *st. a.* : Stigmate antérieur ; *cl. g.* : Cellules adipeuses ; *I.* : Morceau du tube digestif.
- FIG. 22. Fragment dissocié de la plaque spongieuse. *a. a.* : Travées chitineuses principales ; *b. b.* : Travées chitineuses secondaires s'anastomosant entre elles pour former la masse spongieuse. La plaque stigmatique de la larve vivante a reçu un pen d'huile au noir de fumée. Les granules de noir sont venus se fixer sur les travées chitineuses.
- FIG. 23. Un autre fragment du même organe d'une larve dont la plaque stigmatique a été imprégnée d'un mélange d'huile, d'éther et de noir de fumée. Infiltration massive de noir dans le tissu spongieux.

## PLANCHE IV

*Gastrophilus equi*. Appareil respiratoire.

- FIG. 24. Diaphragme d'origine des trachées (face postérieure). *tc, tc.* : Orifices des trachées coniques ; *p, p.* : Petits trous criblant les parois des trachées coniques ; *t. i. l.* : Orifice commun des trachées latérale et intestinale ; *t. a. l. a.* : Trachées accessoires.
- FIG. 25. Diaphragme d'origine des trachées (face antérieure). *t. c., tc.* : Trachées coniques ; *t. l.* : Trachée latérale ; *t. i.* : Trachée intestinale. (Le reste de la plaque est couvert de cellules trachéennes.)
- FIG. 26 a. Appareil stigmatique antérieur vu par sa face externe. (Grossissement 66 diamètres.) *Tr.* : Terminaison de la trachée latérale ; *T. j.* : Tige jaunâtre perforée à sa surface et remplie d'un tissu spongieux ; *T. st.* : Tête stigmatique portant à sa surface les nombreuses ouvertures qui font communiquer le milieu extérieur avec l'intérieur de l'appareil trachéen à travers le tissu spongieux de la tête et de la tige. *Chit.* : Enveloppe de chitine mince et transparente, continuation du revêtement de la larve.
- FIG. 26 b. Même appareil vu par la face interne.
- FIG. 27. Un morceau de la plaque de chitine spongieuse rejetée comme résidu inattaquable par un Dytique (*Imag*). On distingue deux zones : *a*) formée de mailles larges. Elle correspond à la fente stigmatique derrière laquelle elle forme une sorte de grillage ; *b*) formée de mailles beaucoup plus étroites dont quelques-unes sont presque entièrement comblées. Elle correspond à l'intervalle de deux fentes stigmatiques.





# BIOSPEOLOGICA

XXI <sup>(1)</sup>

DESCRIPTION DES

## GAMASIDES CAVERNICOLES

RÉCOLTÉS PAR A. VIRÉ

PAR

AMÉDÉE BONNET

Docteur es-sciences

Préparateur à la Faculté des Sciences de Lyon.

### SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION .....	381
1. <i>Eugamasus gomphius</i> , n. sp. ....	387
2. — — Var. <i>aneomus</i> n. var. ....	389
3. — <i>Viréi</i> , n. sp. ....	391
4. — <i>omphalus</i> , n. sp. ....	392
5. — <i>denticulatus</i> , n. sp. ....	394
6. <i>Pergamasus nobilis</i> , n. sp. ....	395
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.....	396
EXPLICATION DES PLANCHES.....	397

### INTRODUCTION

Les Gamasides cavernicoles, dont M. le professeur Trouessart a bien voulu me confier l'étude, proviennent de la collection Viré. Cette collection comprend une série intéressante de formes qui toutes sont nouvelles ; mais le nombre des individus est peu considérable, et, à l'exception de l'une des espèces

(1) Voir pour BIOSPEOLOGICA I à XXI ces ARCHIVES, tome VI, VII, VIII et IX, de la 4<sup>e</sup> série et tome I, II, IV, V, VI, VII et VIII de la 5<sup>e</sup> série.

dont les exemplaires proviennent de diverses grottes, les autres espèces ne sont représentées que par un nombre très restreint d'individus, et même par l'un des deux sexes seulement.

Le nombre des espèces s'élève à six, qui sont répartis dans deux sous-genres, ce sont :

1. *Eugamasus gomphius*, n. sp.
2. *Eugamasus gomphius*, var. *anconus*, n. var.
3. *Eugamasus Virei*, n. sp.
4. *Eugamasus omphalus*, n. sp.
5. *Eugamasus denticulatus*, n. sp.
6. *Permagasus nobilis*, n. sp.

Ces différentes espèces proviennent des cavernes suivantes :

1<sup>o</sup> Gouffre de Padirac, près Rocamadour, dans le Causse de Gramat (Lot). Dans ce grand gouffre ou « *aven* » de 30 mètres de diamètre et de plus de 75 mètres de profondeur, au fond duquel coule une rivière souterraine ont été recueillies les espèces suivantes : *Eugamasus gomphius*, 20 individus et *Permagasus nobilis*, 3 individus.

2<sup>o</sup> Grotte de Dargilan au-dessus de la rive gauche de la Jonte dans le Causse Noir, près de Meyrueis (Lozère) ; grotte de 1.800 mètres de développement, très riche en faune terrestre ; une seule espèce : *Eugamasus Virei*, représentée par une nymphe femelle ovigère.

3<sup>o</sup> Grotte de Bramabiau, au pied du Mont Aigoual (Gard), dans laquelle coule une rivière souterraine de près de 5 kilomètres de développement. Il n'a été recueilli dans cette grotte que deux mâles d'*Eugamasus omphalus*.

4<sup>o</sup> Grotte de Labastide de Neste dans la vallée d'Aure (Hautes-Pyrénées). Une seule femelle adulte de *Eugamasus Virei* dont une nymphe avait été trouvée dans la grotte de Dargilan.

5<sup>o</sup> Grotte de Sainte-Reine, près de Chaudeney-sur-Moselle (Haute-Marne), avec cinq exemplaires de *Eugamasus gomphius*, provenant de la galerie des Merveilles.

6<sup>o</sup> Catacombes de Paris, avec les deux espèces suivantes :

*Eugamasus gomphius* un mâle et *Eugamasus denticulatus*, une femelle et une nymphe.

7<sup>o</sup> Buco dell'Acqua fredda, près de Bologne (Italie) où ont été récoltés 23 individus d'*Eugamasus gomphius*.

8<sup>o</sup> Rudolph Grotte, à Divača, en Istrie. De cette grotte, qui est l'une des plus belles de la région de Trieste, proviennent les trois exemplaires, un mâle et deux nymphes, de *Eugamasus gomphius* var. *anconus*.

Toutes ces espèces ont été recueillies au cours des explorations spéléologiques faites par M. Viré, je le prie de vouloir bien agréer, ainsi que M. le professeur Trouessart, l'expression de ma gratitude pour la confiance qu'ils m'ont témoignée en me remettant ces Acariens pour les étudier.

\*  
\* \*

Le nombre des Gamasides actuellement décrits est assez restreint : BERLESE dans sa monographie parue en 1905 n'en cite guère plus de soixante-dix, y compris les espèces exotiques ; depuis, OUDEMANS a décrit quelques nouvelles formes, mais ni l'un ni l'autre de ces deux acarologistes n'indiquent d'espèces cavernicoles.

Quelques auteurs ont signalé et décrit des espèces de la faune obscuricole, mais leurs descriptions, déjà anciennes pour la plupart, sont tellement vagues, qu'elles ne permettent pas d'identifier les formes qu'ils ont dérites avec les espèces nouvelles. Ces auteurs n'ont, en effet, tenu aucun compte dans leurs descriptions des caractères spécifiques basés sur les pièces buccales et les pattes, et n'ont guère donné comme diagnoses que des caractères pouvant se rapporter à un très grand nombre d'espèces.

MEGNIN (1876) décrit sous le nom de *Gamasus spæleus* une forme cavernicole récoltée dans les grottes et les caves sur les excréments de Chauves-souris et de Rats. Sa description « corps tétragonoïde, comme écailleux, plat en dessous, légèrement bombé en dessus, la base de l'épistome indiquée par

des dépressions latérales; tarsi des trois dernières paires de pattes coudés; couleur orangée chez les adultes, jaunâtre pâle chez les nymphes » ne permet pas de l'identifier d'une façon certaine avec l'une des formes de la collection Viré. Seules les dimensions qu'il en donne (mâle, longueur 1500  $\mu$ , largeur 700  $\mu$ ; femelle, longueur 1650  $\mu$ , largeur 800  $\mu$ ) pourrait le faire rapprocher de *Eugamasus gomphius*; mais la couture prononcée, presque à angle droit des trois derniers articles des tarsi, surtout ceux de la seconde paire de pattes, l'en distingue nettement.

Une autre espèce *Eugamasus cavernarum* décrite par ABSOLON (1899) vit dans les cavernes calcaires de Moravie. Elle est caractérisée, d'après cet auteur, par des tubercules perlés disposés d'une façon symétrique en quarante-deux champs; sur les bords du corps, il y a d'autres gibbosités bi et trifurquées, entremêlées de poils. L'auteur ne donne malheureusement aucune description ni des pièces buccales, ni des pattes du mâle; les dimensions de l'animal ne sont pas indiquées non plus.

Le *Gamasus loricatus* de WANKEL (1861) est une femelle provenant des grottes de la Carniole (Autriche) difficilement identifiable. La diagnose de Wankel est des plus banales et n'indique que des caractères génériques; les dimensions données par cet auteur se rapportent à une espèce à pattes très longues; le corps proprement dit mesure d'après cet auteur 1200  $\mu$ , tandis qu'avec les pattes, il atteint 8.000  $\mu$ . Le *G. niveus* du même auteur est probablement le mâle ou une nymphe mâle presque adulte du *G. loricatus*, c'est également une forme à pattes très longues.

Enfin une dernière espèce provenant également des grottes de la Carniole le *Gamasus longipes* décrit par JOSEPH (1882) semble être la nymphe du *G. loricatus*, mais sans qu'il soit possible de l'affirmer.

Ces trois dernières espèces n'ont pas été signalées par BERLESE dans sa synonymie des Gamasides, seul le *G. speleus*

est indiqué mais sans correspondant dans la faune actuellement connue ; s'agit-il même d'un *Gamasus* la chose peut être douteuse, car le *G. cellaris* Megnin, donné comme très voisin du *G. spæleus*, correspond probablement au *Pachylaelaps pectinifer* (Can.) d'après Berlese.

En l'absence de caractères spécifiques nets basés principalement sur l'ornementation de la deuxième paire de pattes du mâle, sur les pièces buccales et sur la forme des écussons génitaux, les noms de ces quatre espèces cavernicoles ne peuvent être conservés tant que les types décrits par ces auteurs n'auront pu être étudiés à nouveau, si tant est que les types existent encore et puissent être retrouvés.

\*  
\* \*

Avant de donner les diagnoses des espèces nouvelles de la collection Viré, je crois bon de rappeler succinctement les caractères principaux du genre *Gamasus* et de ses sous-genres.

Ces quelques indications de morphologie externe faciliteront l'intelligence des descriptions et permettront de ne pas revenir sur la signification des termes employés au cours des diagnoses.

Les *Gamasus* appartiennent à la grande famille des Gamasides. Ce sont des Acariens métastigmatiques à téguments plus ou moins coriaces. Le rostre, recouvert par un épistome ou labre plus ou moins dentelé, généralement à trois ou cinq épines, est constitué par les mâchoires et les chélicères. Les mâchoires comprennent : 1<sup>o</sup> une paire de maxilles internes à pointe libre, soudées à la base et de forme triangulaire ; ces maxilles portent sur leur bord externe une membrane barbelée ; 2<sup>o</sup> une paire de maxilles externes ou cornicules labiales (galea) bi-articulés dont le premier article est souvent confondu avec la base des maxilles internes. Les chélicères en forme de pinces dentelées, orientées suivant le plan vertical sont constituées par un doigt fixe dorsal et un doigt mobile ventral. Ce doigt mobile est muni chez le mâle d'un éperon plus ou moins développé qui part de la base du doigt et vient se souder avec lui

par son extrémité antérieure ; cet éperon délimite ainsi entre lui et le doigt mobile un espace vide qui a la forme d'un trou arrondi ou allongé suivant que la soudure est plus ou moins complète ; on désigne ce trou sous le nom de *foramen* du doigt mobile. Cette disposition est essentiellement caractéristique des *Gamasus* proprement dits, et les distingue des genres voisins *Laelaps*, *Gamasellus*, etc.

Les palpes sont filiformes à cinq articles et servent d'organes tactiles.

Les pattes sont formées de six articles : hanche, trochanter, fémur, genou, tibia et tarse terminé par une ventouse et deux griffes. La deuxième paire de pattes du mâle est plus développée que les autres et munie d'éperons caractéristiques ; le fémur porte un éperon fémoral à la base duquel est située une apophyse axillaire ; le genou et le tibia sont également munis d'apophyses diverses dont les plus importantes, situées en regard de l'éperon fémoral, ont reçu de BERLESE, le nom de *processus stridulatorius*, leur attribuant ainsi un rôle stridulatoire dans leur frottement contre l'apophyse du fémur.

Le céphalothorax et l'abdomen intimement soudés l'un à l'autre sont recouverts sur le dos par un ou deux boucliers chitineux ne dépassant pas le corps. A la face ventrale, chez le mâle, un bouclier sternal dans lequel est située l'ouverture génitale et un bouclier épigastrique ou ventro-anal ; chez la femelle entre le bouclier sternal et le bouclier épigastrique sont situés deux écussons latéraux (*paragynia*) et un écusson médian (*epigynium*) qui délimitent l'ouverture génitale.

Les *Gamasus* se divisent en huit sous-genres, dont trois représentés chacun par une seule espèce à *paragynia* peu visibles. Les cinq autres sous-genres ont des *paragynia* bien développés et sont caractérisés : les uns, par l'écusson dorsal de la femelle divisé en deux par une ligne transverse : *Gamasus* (s. str.) Latr. avec des cornicules labiales à deux articles, et *Eugamasus* Berl. avec des cornicules labiales à un seul article visible ; les autres par un écusson dorsal unique : *Ologamasus*

Berl., *Amblygamasus* Berl. et *Pergamasus* Berl. Des caractères secondaires tirés de la forme de l'écusson et de l'armature de la deuxième paire de pattes du mâle permettent de distinguer ces trois sous-genres les uns des autres.

## DESCRIPTION DES ESPÈCES CAVERNICOLES

### **Eugamasus gomphius, n. sp.**

PL. V, fig. 1 à 7 et PL. VI, fig. 1 à 3.

MALE d'un brun clair, corps ovalaire élargi au niveau de la région humérale, écussons dorsaux chagrinés recouvrant tout le corps et ne laissant entre eux qu'un très mince sillon. Poils frontaux normaux, poils huméraux très longs.

Seconde paire de pattes faiblement épaissie, présentant un long et fort éperon fémoral régulièrement incurvé, apophyse axillaire, située à la base de l'éperon, en forme de tubercule bifide à son extrémité : genou avec une apophyse massive peu développée ; tibia peu épaissi présentant une apophyse subterminale en forme de plateau strié, fortement chitinisé ; tarse orné d'une forte épine aiguë près de l'extrémité distale.

Epistome à trois épines dont la médiane est la plus longue.

Chelicères moyennement développées. Doigt fixe mince, étranglé dès sa base, à bord externe régulièrement incurvé ; extrémité du doigt tronqué verticalement et présentant vers le milieu de cette section distale une petite dent fortement chitinisée ; bord dentaire orné de petites dents fines, régulières, et d'une dent médiane forte, massive en forme de molaire ou de plateau denticulé à sa surface libre. Doigt mobile épais, incurvé en faucille à l'extrémité, armé d'une forte dent médiane aiguë légèrement rétrograde : foramen du doigt mobile grand, allongé, occupant les deux tiers de la région médiane du doigt.

Cornicules labiales courtes, bifides, arrondies à l'extrémité, corne interne plus épaisse et plus courte que la corne externe.

Sternum rétréci au niveau des hanches des deuxième et quatrième paires de pattes, faiblement échancré en face des hanches de la troisième paire.

Longueur : 1400  $\mu$ , largeur : 770  $\mu$ .

FEMELLE d'un brun plus clair que le mâle, corps ovalaire rétréci en avant de la région humérale, écussons dorsaux chagrinés écailleux bien séparés, l'antérieur triangulaire, le postérieur petit, presque semi-circulaire : poils frontaux et huméraux comme chez le mâle.

Pattes normales ; les antérieures bien développées.

Epistome à trois épines comme chez le mâle.

Chelicères faibles, doigt fixe incurvé, aigu à l'extrémité, présentant sur son bord interne trois petites dents occupant la région médiane de la marge dentaire. Doigt mobile incurvé en faucille à l'extrémité, avec deux fortes dents aiguës rétrogrades situées près de l'extrémité distale du doigt.

Cornicules labiales plus grandes que celles du mâle, unidentées.

Écussons génitaux à épigynium grand, large, très aigu comme mucroné à l'extrémité ; paragynia courts et larges à bords concaves présentant le long de la fente génitale une petite dent divisant en deux la fente génitale. Angle sternal de 117 degrés environ.

Longueur 1500 à 1540  $\mu$ , largeur 750 à 800  $\mu$ .

NYPHE ressemblant à la femelle, de 1200  $\mu$  de longueur environ.

HABITAT : Gouffre de Padirac, grotte de Sainte-Reine, Buco dell'Acqua fredda, Catacombes de Paris.

Cette espèce se rapproche de *E. magnus* Kram. par la taille, par la présence d'une forte épine au tarse de la deuxième paire de pattes du mâle, par la forme de l'épistome et par certains détails dans la forme et la disposition des dents des chelicères. Chez le *E. magnus*, comme chez le *E. gomphius* le doigt mobile de la chelicère du mâle ne possède qu'une forte dent à pointe



rétrograde, le foramen est également allongé et étroit dans ces deux espèces, mais le doigt fixe du *E. magnus* ne présente pas la large dent en forme de molaire qui est caractéristique de *E. gomphius*. Chez la femelle, les chélicères de ces deux espèces ne diffèrent que par la présence de quelques petites dents supplémentaires au doigt fixe chez le *E. magnus*. Chez cette dernière espèce, l'épigynium est également large et mucroné à l'extrémité, mais les paragynia sont plus étroits et plus allongés.

Le *Gamasus niveus* Wankel qui, comme nous l'avons dit, est une nymphe mâle presque adulte ou un mâle, présente un éperon fémoral à la base duquel est située une apophyse fémorale bifide rappelant assez exactement celle du *E. gomphius* ; mais le corps est sensiblement plus allongé et plus étroit chez le *G. niveus* que chez le *E. gomphius* : l'identification reste donc douteuse en l'absence de caractères plus précis.

L'*Eugamasus gomphius* paraît être l'une des formes les plus fréquentes des espèces cavernicoles ; c'est peut-être à elle qu'il faudrait rapporter le *Gamasus spæleus* Megnin ; mais comme nous l'avons vu, cette identification n'est pas possible d'une façon certaine.

Les exemplaires recueillis au nombre de 53 se répartissent comme suit : Gouffre de Padirac, vingt-cinq individus, dont 5 ♂, 8 ♀ et 7 nymphes ; grotte de Sainte-Reine, cinq individus, dont 1 ♂ et 4 nymphes ; Buco dell'Acqua fredda, vingt-sept individus, dont 10 ♂, 13 ♀ et 4 nymphes ; Catacombes de Paris, un seul mâle ; soit au total 17 mâles, 21 femelles et 15 nymphes.

***Eugamasus gomphius* var. *anconus* n. var.**

Pl. V, fig. 8 à 12 et Pl. VI, 4 et 5.

MALE d'un brun très clair, corps très élargi, rétréci près de la région céphalique, écussons dorsaux grands, laissant de chaque côté du corps une région triangulaire non recouverte par eux ; poils huméraux très longs, poils de l'écusson postérieur, courts, nombreux, claviformes,

Seconde paire de pattes assez épaissie, avec un épéron fémoral grand, incurvé, coudé-géniculé, apophyse axillaire en forme de plateau, située à la base de l'épéron fémoral ; genou orné d'une apophyse massive peu développée ; tibia avec une apophyse terminale fortement chitinisée et présentant un petit crochet dirigé en arrière ; tarse avec une forte épine aiguë voisine de l'extrémité distale.

Epistome à trois épines.

Chélicères moyennement développées. Doigt fixe rétréci dès sa base, tronqué obliquement à son extrémité, bord marginal dentaire orné de petites dents régulières et d'une forte dent comme dans l'espèce type. Doigt mobile épais incurvé à l'extrémité, coudé par son bord externe ; bord interne armé d'une forte dent médiane aiguë à pointe rétrograde comme dans l'espèce type. Foramen du doigt mobile grand, allongé, occupant les deux tiers médians du doigt.

Cornicules labiales massives, bifides ; les deux cornes profondément séparées l'une de l'autre par une fente étroite dentelée, corne interne plus courte que l'externe.

Sternum large rétréci seulement au niveau des hanches de la quatrième paire de pattes.

Longueur : 1400  $\mu$ , largeur : 840  $\mu$ .

FEMELLE inconnue.

NYMPHE très voisine de la nymphe de *Eugamasus gomphius* type, longueur : 1190  $\mu$ , largeur : 610  $\mu$ .

HABITAT : Rudolph-Grotte, à Divača,

Cette variété très voisine de *Eugamasus gomphius* type, s'en distingue par sa forme plus trapue, par le développement plus considérable de la deuxième paire de pattes du mâle ; la forme coudée de l'apophyse fémorale, et la forme bosselée coudée du doigt mobile de la chélicère, permettent de distinguer nettement cette variété du type précédemment décrit.

D'après un mâle et deux nymphes provenant de la Rudolph-Grotte, près de Divača, en Istrie.

**Eugamasus Virei** n. sp.

Pl. VI, fig. 6 à 10.

MALE inconnu.

FEMELLE d'un brun terreux, corps régulièrement ovalaire peu rétréci dans la région antérieure, écussons dorsaux grands, le postérieur plus large que l'antérieur à angles arrondis ; poils frontaux et huméraux courts.

Pattes moyennement longues portant de nombreux poils ; deuxième paire de pattes légèrement plus grosse que les autres mais sans épine.

Epistome à trois dents, la dent médiane deux fois plus longue que les latérales, celles-ci légèrement incurvées en dehors.

Chélicères fortes, longues. Doigt fixe à extrémité incurvée recourbée non aiguë ; marge dentaire présentant dans le quart antérieur trois petites dents très rapprochées les unes des autres, dont la médiane plus longue est recourbée en crochet. Doigt mobile sub-inerme dépourvu de dents en crochet, muni seulement de tubérosités mousses assez effacées.

Cornicules labiales grandes, simples en forme de cornes.

Écussons génitaux à épigynium allongé fusiforme terminé en pointe, rétréci à la base et enserré entre les paragynia. Paragynia à direction presque verticale, allongés présentant sur leurs bords externes une saillie médiane séparant la base d'insertion des hanches des troisième et quatrième paires de pattes, et embrassant par leur face interne l'extrémité de l'épigynium. Angle sternal de 100 degrés.

Longueur : 1620  $\mu$ , largeur : 910  $\mu$ .

HABITAT : Grotte de Dargilan et grotte de Labastide de Neste.

Cette belle espèce, l'une des plus grandes des *Eugamasus* se rapproche un peu du groupe de *E. magnus* Kram. par sa taille, le développement du bouclier dorsal postérieur, et l'épistome tridenté ; mais il s'en distingue d'autre part par la forme et la disposition des dents des chélicères et surtout par la forme très particulière des paragynia.

Les paragynia à grand axe dirigé presque parallèlement à l'axe du corps rappellent ceux de *E. cornutus* Can. mais le rapprochement avec cette dernière espèce n'est pas possible à cause des autres caractères différentiels.

Cette espèce n'est représentée que par une femelle adulte provenant de la grotte de Labastide de Neste et par une nymphe ovigère (nymphe ibontomorphe capable de s'accoupler et de pondre comme les femelles adultes) de 1400  $\mu$  de longueur, provenant de la grotte de Dargilan.

Je suis heureux de dédier cette belle forme à M. Viré qui a récolté cette intéressante collection de Gamasides cavernicoles.

***Eugamasus omphalus* n. sp.**

Pl. VI, fig. 11 à 15.

MALE d'un brun roussâtre. corps ovale légèrement rétréci à la partie antérieure, arrondi postérieurement. Écussons dorsaux recouvrant tout le corps et ne laissant entre eux qu'un sillon étroit mais bien visible. Poils frontaux gros et courts, poils huméraux courts ; sur les écussons de nombreux poils.

Seconde paire de pattes fortement renflée, fémur court, muni d'un éperon fémoral très épais en forme de faucille, apophyse axillaire naissant de la base de l'éperon fémoral et fortement unie à lui, extrémité de l'apophyse axillaire cupuliforme ; genou portant une apophyse massive également cupuliforme dirigée perpendiculairement à l'axe du genou et insensiblement réunie à lui ; tibia orné d'un éperon très petit, punctiforme ; tarse dépourvu d'épine, muni seulement de poils normaux.

Epistome à trois épines.

Chélicères longues et fortes, irrégulièrement bosselées. Doigt fixe présentant sur son bord libre trois bosses arrondies irrégulières dont l'antérieure est la plus développée ; extrémité du doigt tronqué verticalement non recourbé en crochet ; marge dentaire armée de deux groupes de dents mousses, l'antérieur

faible, le postérieur sub-médian plus développé en forme d'apophyse bituberculée à direction rétrograde. Doigt mobile également bosselé sur son bord libre, recourbé en faucille à son extrémité et présentant sur son bord dentaire deux dents aiguës fortement unies au doigt, la dent antérieure faible, la postérieure. située à la partie médiane du doigt, bien développée. Foramen du doigt mobile allongé, très étroit, occupant le troisième quart à partir de l'extrémité antérieure du doigt. Poils tactiles de la base des chélicères en forme de pinceau à poils soudés à la base.

Cornicules labiales longues bifides, à corne interne courte et à corne externe longue et légèrement recourbée en crochet.

Sternum rétréci en avant, élargi au niveau de l'insertion des hanches des troisièmes paires de pattes; angle séparant la base d'insertion des hanches des troisième et quatrième paires de pattes à pointe dirigée en arrière.

Longueur : 1470  $\mu$ , largeur : 910  $\mu$ .

FEMELLE inconnue.

HABITAT : Grotte de Bramabiau.

Cette intéressante espèce rappelle un peu par sa taille et par la forme du doigt fixe des chélicères le *E. Trouessarti* Berl. mais elle s'en distingue bien par son épistome non denticulé au delà des trois épines et par ses cornicules labiales bifides. Assez voisin également de *E. Oudmansi* Berl. par sa taille et la forme de son épistome, il s'en éloigne d'autre part par les détails de ses cornicules labiales et de ses chélicères dont les doigts ne sont pas bosselés.

La forme très particulière des chélicères de cet *Eugamasus* justifie amplement la création d'une espèce nouvelle, ces bosselures sont très caractéristiques et ne se retrouvent dans aucune autre espèce.

Ce bel Acarien qui provient de la grotte de Bramabiau est représenté par deux mâles dont l'un d'eux portait l'indication : trouvé sur une antenne de Crustacé mort.

**Eugamasus denticulatus** n. sp.

Pl. VII, fig. 1 à 5.

MALE inconnu.

FEMELLE d'un brun clair, corps fusiforme atténué aux deux extrémités : écussons dorsaux petits, l'anérieur triangulaire, le postérieur presque arrondi, bien séparés l'un de l'autre et laissant sur les côtés du corps une large marge non recouverte par eux.

Poils assez nombreux dans la moitié postérieure du corps.

Pattes longues ornées de poils nombreux et longs.

Epistome à cinq dents, la médiane longue, les deux latérales de moitié moins longues, les deux extrêmes assez éloignées de l'axe du corps, très courtes incurvées en dedans.

Chélicères courtes. Doigt fixe fortement recourbé à l'extrémité, à pointe aiguë ; doigt mobile faiblement recourbé ; marges dentaires des deux doigts finement et irrégulièrement denticulées sur toute leur longueur.

Cornicules labiales simples.

Écussons génitaux avec l'épigynium large, terminé par une pointe conique peu aiguë, rétrécie à sa base ; paragnyia larges et courts à bords concaves délimitant une ouverture génitale ovale. Angle sternal de 105 degrés.

Longueur : 1550  $\mu$ , largeur : 875  $\mu$ .

HABITAT : Catacombes de Paris.

Malgré les caractères spécifiques peu saillants de cette espèce, il est difficile de la rapporter à une espèce précédemment décrite. D'une taille intermédiaire entre le *E. magnus* Kram. et le *E. immanis* Berl. elle présente seulement quelques points communs avec cette dernière espèce dans la disposition des écussons dorsaux et la répartition des poils, mais s'en distingue par les autres caractères. La forme très spéciale de l'épistome à cinq épines permet de la distinguer assez nettement des autres formes de ce sous-genre.

Cette espèce n'est représentée que par une seule femelle et une nymphe provenant des Catacombes de Paris.

**Pergamasus nobilis** n. sp.

Pl. VII, fig. 6 à 12.

MALE inconnu.

FEMELLE d'un brun roux foncé, corps allongé piriforme, écusson grand, ovalaire laissant déborder dans la moitié postérieure du corps, en arrière et de chaque côté, une marge non recouverte par lui.

Pattes longues, trochanter de la troisième paire de pattes avec un petit tubercule ponctiforme.

Epistome à cinq épines très courtes, la médiane comme mucronée, les latérales également espacées incurvées en dedans et égales entre elles.

Chélicères grandes, allongées, fortes. Doigt fixe incurvé en faucille à l'extrémité, avec trois dents peu accentuées, fortement soudées au doigt et régulièrement réparties le long de la marge dentaire du doigt. Doigt mobile presque aussi long que le doigt fixe, incurvé à l'extrémité, armé de quatre dents rétrogrades, les deux antérieures moyennes, la troisième très petite située contre la quatrième, cette dernière forte et très chitinisée.

Cornicules labiales courtes, larges, massives, triangulaires.

Écussons génitaux à épigynium oviforme rétréci à la base, arrondi à l'extrémité; paragynia grands, élargis à la base, entourant les hanches de la quatrième paire de pattes; enveloppant par leur face interne l'épigynium, tronqués verticalement à leur extrémité antérieure et délimitant une ouverture génitale presque rectiligne. Sternum large à la base; angle sternal à côtés arrondis atteignant à peine 95 degrés.

Longueur: 1680  $\mu$ , dont 1470  $\mu$  pour l'écusson, largeur maximum de l'écusson au niveau des hanches de la quatrième paire de pattes 840  $\mu$ .

HABITAT: Gouffre de Padirac.

Cette belle espèce se rapproche par sa taille et la forme de son corps du *P. Theseus* Berl. et du *P. barbarus* Berl. Chez ces

deux espèces, l'épistome est également à cinq épines, mais l'épine médiane est plus longue que les épines latérales ; quant aux écussons génitaux du *P. nobilis* ils sont notablement différents de ceux du *P. Theseus* et du *P. barbarus* surtout par la forme spéciale de l'épigynium et par le grand développement des paragynia. Chez ces deux dernières espèces les chélicères sont grandes et à doigts sub-égaux, mais la disposition des dents n'est pas la même que chez le *P. nobilis*.

Cette espèce n'est représentée que par une femelle et deux nymphes très jeunes récoltées également dans le gouffre de Padirac et faisant partie du même lot. Ces deux petites nymphes de 1190  $\mu$  de longueur semblent bien appartenir à la même espèce, surtout par la forme de leurs chélicères, mais en raison de leur très faible chitinisisation et de leur mauvais état de conservation, il n'est pas possible de les rapporter avec une grande certitude à la même espèce.

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1899. ABSOLON (PH. C. K.). Über die Fauna der Höhlen des mährischen Devonkalkes. (*Zool. Anz.* Bd. XXII).
1900. — Systematicky prehled fauny jeskyn moravských. — Descriptio systematica fauna subterraneæ moraviæ adhuc cognitæ. (*Vestník Klub. Prostejové Ročník.* II).
- 1903-1905. — BERLESE (A.). Acari nuovi. Manipuli I-V. (*Redia.* Vol. I et II).
1905. — Monographia del genere *Gamasus* Latr. (*Redia.* Vol. III).
1902. — Ordo Mesostigmata (*Patavii*).
1885. CANESTRINI (G.). Prospetto dell'Acarofauna italiana-Gamasini (*Att. Soc. Veneto Trent.*).
1882. CANESTRINI (G. et R.). I Gamasi italiani. (*Att. Soc. Veneto Trent.*)
1882. JOSEPH (G.). Systematische Verzeichniss der in den Tropfstein-Grotten von Krain einheimischen Arthropoden nebst Diagnosen der von Verfasser entdeckten und bisher noch nicht beschriebenen Arten. (*Berl. Ent. Zeit.* Bd. XXVI H. 1).
1893. KARPELLES (L.). Bausteine zu einer Acarofauna Ungarns. (*Math. naturw. Ber. Ungarn.* Bd. XI.)



1876. KRAMER (P.). Zur Naturgeschichte einiger Gattungen aus der Familie der Gamasiden. (*Arch. Naturg.* Jh. XLII. Bd I.).
1876. MEGNIN (P.). Mémoire sur l'organisation et la distribution zoologique des Acariens de la famille des Gamasidés. (*J. Anat. Physiol.* t. XII).
1903. OUDEMANS (A. C.). Notes on Acari, eighth series. (*Tijdschr.-Ned. Dierk.* Db. VIII. Aft. 2.).
1907. RACOVITZA (E. G.). Essai sur les problèmes biospéologiques. (*Arch. Zool. exp.* t. VI [4]).
1899. VIRÉ (A.). Essai sur la faune obscuricole de France. (*Paris, Bailière et fils.*).
1904. VOIGTS (H.) et A. C. OUDEMANS. Neue Milben aus der Umgegend von Bremen. (*Zool. Anz.* Bd. XXVII.).
1861. WANKEL (H.). Beiträge zur österreichischen Grotten-Fauna. (*S. B. Ak. Wien.* Bd. XLIII [1]).
1888. WINCKLER (W.). Anatomie der Gamasiden. (*Arb. Inst. Wien* Bd. VII.).

EXPLICATION DES PLANCHES <sup>(1)</sup>

## PLANCHE V

- FIG. 1. *Eugamasus gomphius*, n. sp., ♂, écussons dorsaux. × 30.
- FIG. 2. *Eugamasus gomphius*, n. sp. ♀, écussons dorsaux. × 30.
- FIG. 3. *Eugamasus gomphius*, n. sp. ♂ sternum. × 45.
- FIG. 4. *Eugamasus gomphius*, n. sp. ♂, deuxième paire de pattes. × 120.
- FIG. 5. *Eugamasus gomphius*, n. sp. ♀, écussons génitaux. × 90.
- FIG. 6. *Eugamasus gomphius*, n. sp. ♂, chélicères. × 235.
- FIG. 7. *Eugamasus gomphius*, n. sp. ♀, chélicères. × 235.
- FIG. 8. *Eugamasus gomphius*, var. *anconus*, n. var. ♂, écussons dorsaux. × 30.
- FIG. 9. *Eugamasus gomphius*, var. *anconus*, n. var. ♂, chélicères. × 235.
- FIG. 10. *Eugamasus gomphius*, var. *anconus*, n. var. ♂, sternum. × 45.
- FIG. 11. *Eugamasus gomphius*, var. *anconus*, n. var. ♂, deuxième paire de pattes. × 120.
- FIG. 12. *Eugamasus gomphius*, var. *anconus*, n. var. nymphe, chélicère. × 235.

## PLANCHE VI.

- FIG. 1. *Eugamasus gomphius*, n. sp. ♀, épistome. × 235.
- FIG. 2. *Eugamasus gomphius*, n. sp. ♀, cornicules labiales. × 235.
- FIG. 3. *Eugamasus gomphius*, n. sp. ♂, cornicules labiales. × 235.
- FIG. 4. *Eugamasus gomphius*, var. *anconus*, n. var. ♂, poil de l'écusson dorsal postérieur. × 235.
- FIG. 5. *Eugamasus gomphius*, var. *anconus*, n. var. ♂, cornicules labiales. × 235.
- FIG. 6. *Eugamasus Virei*, n. sp. ♀, écussons dorsaux. × 30.
- FIG. 7. *Eugamasus Virei*, n. sp. ♀, cornicules labiales. × 235.
- FIG. 8. *Eugamasus Virei*, n. sp. ♀ chélicères. × 235.

(1) Toutes les figures représentant les mêmes organes ont reçu un grossissement identique, pour les rendre plus facilement comparables entre eux.

- FIG. 9. *Eugamasus Virei*, n. sp. ♀, écussons génitaux. × 90.  
 FIG. 10. *Eugamasus Virei*, n. sp. ♀, épistome. × 235.  
 FIG. 11. *Eugamasus omphalus*, n. sp. ♂, écussons dorsaux. × 30.  
 FIG. 12. *Eugamasus omphalus*, n. sp. ♂, cornicules labiales. × 235  
 FIG. 13. *Eugamasus omphalus*, n. sp. ♂, chélicères. × 235.  
 FIG. 14. *Eugamasus omphalus*, n. sp. ♂, sternum. × 45.  
 FIG. 15. *Eugamasus omphalus*, n. sp. ♂, deuxième paire de pattes. × 120.

## PLANCHE VII.

- FIG. 1. *Eugamasus denticulatus*, n. sp. ♀, écussons dorsaux. × 30.  
 FIG. 2. *Eugamasus denticulatus*, n. sp. ♀, épistome. × 235.  
 FIG. 3. *Eugamasus denticulatus*, n. sp. ♀, écussons génitaux. × 90.  
 FIG. 4. *Eugamasus denticulatus*, n. sp. ♀, chélicères. × 235.  
 FIG. 5. *Eugamasus denticulatus*, n. sp. ♀, cornicules labiales. × 235.  
 FIG. 6. *Pergamasus nobilis*, n. sp. ♀, écusson dorsal. × 30.  
 FIG. 7. *Pergamasus nobilis*, n. sp. ♀, écussons génitaux. × 90.  
 FIG. 8. *Pergamasus nobilis*, n. sp. ♀, chélicères. × 235.  
 FIG. 9. *Pergamasus nobilis*, n. sp. ♀, cornicules labiales. × 235.  
 FIG. 10. *Pergamasus nobilis*, n. sp. ♀, troisième paire de pattes. × 45.  
 FIG. 11. *Pergamasus nobilis*, n. sp. ♀, épistome. × 235.  
 FIG. 12. *Pergamasus nobilis* nymphe, chélicère. × 235.

DESCRIPTION  
D'UN EMBRYON DE  
GRAMPUS GRISEUS GRAY

PAR

ED. LE DANOIS

Attaché au Service Scientifique des Pêches Maritimes.

---

Le 29 juillet 1910, à la pointe orientale de l'île de Bas, auprès du rocher appelé « *Relouan bras* », cinq Cétacés s'échouèrent sur le sable. Les pêcheurs qui trouvèrent ces animaux les éviscérèrent et vinrent prévenir le personnel du Laboratoire Zoologique de Roscoff de cette importante capture. Malheureusement la marée descendante entraîna les corps de quatre Cétacés vers le large et un seul put être ramené à la Station, celui-ci était une femelle, appartenant à l'espèce *Grampus griseus*. GRAY. Sa longueur dépassait trois mètres. La coloration générale de l'animal était d'un gris cendré, plus sombre dorsalement. A la partie ventrale s'étendaient deux larges zones blanches, l'une au niveau des pectorales, l'autre en arrière circonscrivant l'anus, la vulve et les mamelles et s'avancant jusque vers l'ombilic.

A la dissection, l'on s'aperçut que l'utérus était gravide et que cette femelle portait un embryon à un stade déjà très avancé du développement. Cet embryon fut extrait du placenta et placé dans une solution de formol commercial à 10 %. C'est dans ces conditions que nous avons pu entreprendre son étude, cette année, l'animal étant dans un état suffisant de conservation.

Tout laisse à supposer que les cinq Cétacés échoués à Relouan

bras constituaient une petite famille de *Grampus*, sans doute un mâle et quatre femelles ; c'est en effet une règle que les femelles ne s'échouent le plus souvent qu'en troupeaux, tandis que les captures d'individus isolés portent presque toujours sur des mâles.

Des *Grampus* sont déjà venus à la côte dans le Finistère : l'un à Brest fut étudié par DUMERIL, l'autre à Concarneau par FLOWER.

### I. Placenta.

Le placenta comme celui de tous les Cétacés est indécidu et diffus : il ne comporte pas de caduque utérine et les villosités qui le rattachent aux organes maternels sont distribuées sur toute sa surface et non groupées en cotylédons.

Ce placenta présente la forme générale d'un bissac incurvé en croissant. Cette disposition vient de ce qu'il s'engage dans les cornes de l'utérus maternel. Les deux poches de ce bissac sont très inégales, la plus volumineuse a une longueur de 0 m. 80 et un diamètre variant de 0 m. 25 à 0 m. 30.

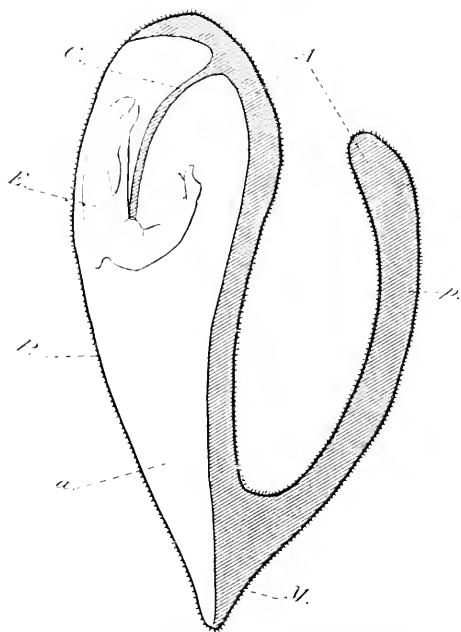


FIG. 1. Schéma des enveloppes fœtales de *Grampus*. A, cavité allantoïdienne — a, cavité amniotique, — C, cordon ombilical contenant l'ouraque, — P, poche placentaire large. — d : poche placentaire étroite ; M, cul-de-sac médian ; E, embryon (très réduit proportionnellement au reste de la figure).

L'autre n'excède pas 0 m. 70 en longueur et 0 m. 15 en diamètre. A leur point de réunion se trouve une sorte de cul-de-sac de

0. m. 30 environ de longueur, qui correspond à la partie médiane, de l'utérus. Les deux poches placentaires varient par leur structure comme par leur forme. La poche étroite est couverte de villosités très denses bien développées qui, par l'ensemble de leurs saillies arrivent à constituer de véritables bourrelets circonvolutionnés. Au contraire la poche large est couverte de villosités plus espacées, moins denses, assez inégalement réparties formant comme un velours très fin et assez maigre. Dans le cul-de-sac médian, les caractères des villosités sont les mêmes que dans la poche large : la région terminale en est même presque totalement dépourvue. La face interne du placenta est lisse, fortement vascularisée et présente sur la pièce conservée une coloration bleutée.

Dans la poche large se trouve une cavité formée par un repli membraneux

transparent qui double la paroi placentaire sur l'une de ses faces. Cette cavité largement dilatée à l'extrémité distale est conique et s'amincit progressivement vers la partie proximale : elle se termine dans la zone médiane du placenta en un cul-de-sac qui double partiellement celui formé par cet appareil.

Cette poche qui contient l'embryon représente la *cavité amniotique*. En effet à l'extrémité élargie, c'est-à-dire à l'extrémité distale de la poche placentaire, le cordon ombilical pénètre à l'intérieur de la cavité close formée par une des faces de la paroi placentaire et le repli membraneux que nous avons décrit. La cavité amniotique n'étant appliquée contre la paroi placentaire que sur une face de la poche large, il subsiste une autre cavité entre l'amnios et le chorion. Cette cavité comprend toute la poche étroite, la partie du cul-de-sac médian et de la poche large extérieure à la cavité amniotique. Dans la poche

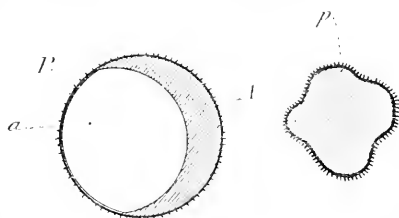


FIG. II. Coupe transversale des poches placentaires (schéma). A, cavité allantoïdienne ; — a, cavité amniotique. P, poche placentaire large ; — p, poche placentaire étroite.

large cette cavité se présente en coupe avec la forme d'un croissant. A l'endroit où part le cordon ombilical cette cavité s'amincit en entonnoir et se continue dans le cordon lui-même sous forme d'un canal : c'est l'*ouraque*. Elle est par conséquent tapissée par l'*allantoïde* dont l'*ouraque* représente le pédicule. La présence d'une telle *cavité allantoïdienne* est exceptionnelle chez les Mammifères, chez qui en général les feuillets de l'allantoïde sont intimement appliqués. Il résulte de cette disposition

que l'embryon est tout entier contenu dans la poche large du placenta et que la poche étroite, s'étendant la corne de l'utérus, a uniquement un rôle de nutrition.

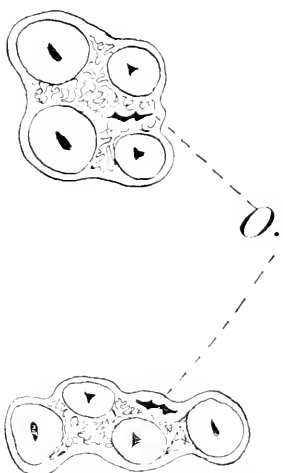


FIG. III. Coupes à différents niveaux du cordon ombilical (gr. nat.).  
o, ouraque.

Le cordon ombilical est constitué par les deux veines et les deux artères ombilicales qui se ramifient profondément dans le placenta. Le diamètre des veines est supérieur à celui des artères. Leurs plus fortes ramifications suivent la concavité du croissant formé par les poches placentaires, au bord interne duquel elles forment un véritable raphé. Elles diminuent progressivement de diamètre, s'étendant jusqu'au fond de

la poche étroite et émettant de nombreux rameaux anastomosés sur tout leur parcours.

Le cordon ombilical présente une longueur d'environ 0 m. 60. En plus des veines et artères ombilicales, il comprend l'*ouraque* qui se continue dans le cordon la cavité allantoïdienne sous forme d'un canal à parois élastiques. La lumière de l'*ouraque* est réduite à une simple fente. Ces canaux sont unis entre eux par un tissu conjonctif laminiforme et entourés par une membrane mince d'origine amniotique. Sur son parcours le cordon subit plusieurs torsions qui changent les rapports des vaisseaux entre eux.

Un caractère très spécial de l'amnios est de présenter, non seulement dans la région qui recouvre le cordon mais aussi sur la paroi de la cavité amniotique, de petits corps groupés irrégulièrement, de taille inégale, variant entre quelques millimètres et deux ou trois centimètres affectant la forme de champignons. Le pied de ces champignons est un simple repli membraneux de l'amnios, leur extrémité dilatée en ombrelle est noirâtre et fortement vascularisée.

De petits corps analogues ont été signalés par TURNER dans les placentas des autres Cétacés, par SHARPEY dans ceux du Pangolin, des Solipèdes et Ruminants. Leur rôle est inconnu. Ces corps que nous désignerons du nom de *Corps de Turner*, rares sur la paroi de la cavité amniotique sont très nombreux sur le cordon où ils forment de petits groupes parfois assez compacts pour que leurs ombrelles s'unissent entre elles, formant des amas irréguliers.

## II. Extérieur de l'embryon.

Le corps de l'embryon extrait du placenta est fortement arqué : des plis dans la région caudale montrent qu'il a été soumis à de fortes flexions dans l'utérus maternel. Cet embryon est celui d'une femelle.

La tête présente une bouche en fer à cheval avec des gencives sans dents visibles ; à la lèvre supérieure se trouvent des moustaches formées de huit à neuf poils roux de chaque côté, disposés en série linéaire horizontale. Les yeux sont encore demi-clos et les orbiculaires des paupières sont marqués extérieurement par quelques rides circulaires. Un peu en arrière de l'œil s'ouvre le trou auditif externe. Au niveau des yeux et dorsalement l'évent se présente sur le sommet de la tête en forme de croissant, à concavité antérieure. Cet évent est très légèrement asymétrique, plus rapproché de quelques millimètres de l'œil gauche.

En avant de l'évent, la ligne faciale subit une courbe bien mar-

quée par suite de la présence d'une bosse graisseuse au-dessus du museau. Un léger amincissement indique le cou, en arrière duquel s'insèrent les pectorales en palette.

Le ventre porte médianement une rainure peu profonde qui rencontre le nombril. Le cordon ombilical s'y insère. Un peu au-dessous du nombril, la rainure médiane atteint la vulve,

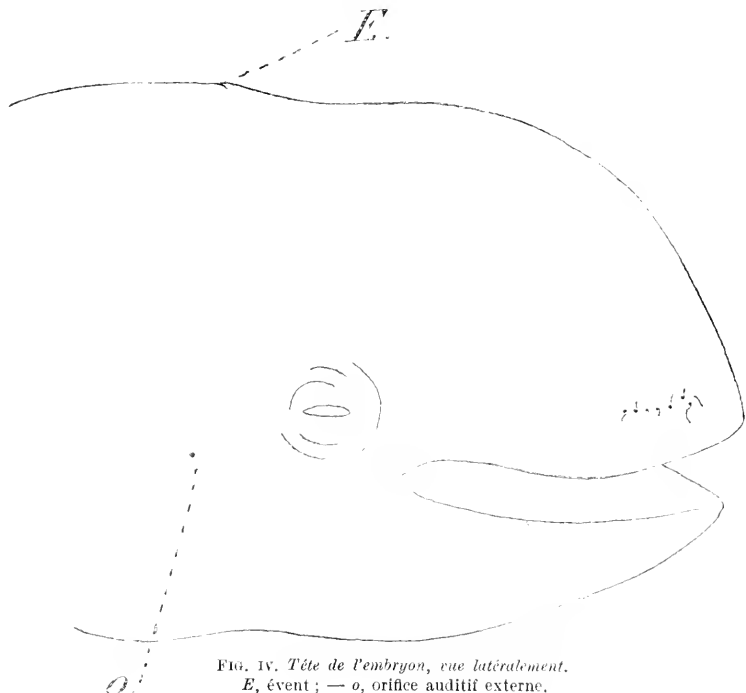


FIG. IV. Tête de l'embryon, vue latéralement.

*E*, évent ; — *o*, orifice auditif externe.

en forme de fente longitudinale. Les lèvres légèrement lobées font en s'écartant voir un clitoris partiellement recouvert d'un capuchon, au-dessous du clitoris s'ouvre largement le méat génito-urinaire.

Parallèlement à la vulve et de chaque côté, se trouve une petite fente plus étroite, moins longue ; entre les bords de chacune de ces fentes apparaît un petit bouton ; ce sont les mamelles. En arrière de la vulve la rainure médio-ventrale marque le périnée et aboutit à un orifice étoilé extérieurement,



l'anus. La nageoire dorsale est encore enroulée dans l'embryon en gestation mais présente la forme de celle de l'adulte. Dans la région caudale, se trouve dorsalement une sorte de carène assez bien marquée qui aboutit au milieu de la nageoire caudale : les lobes de celle-ci, repliés en avant, sont enroulés en cornets et l'ensemble de la région est fortement incurvée vers la partie ventrale de l'embryon.

La couleur du corps est d'un gris jaunâtre sur le dos, blan-

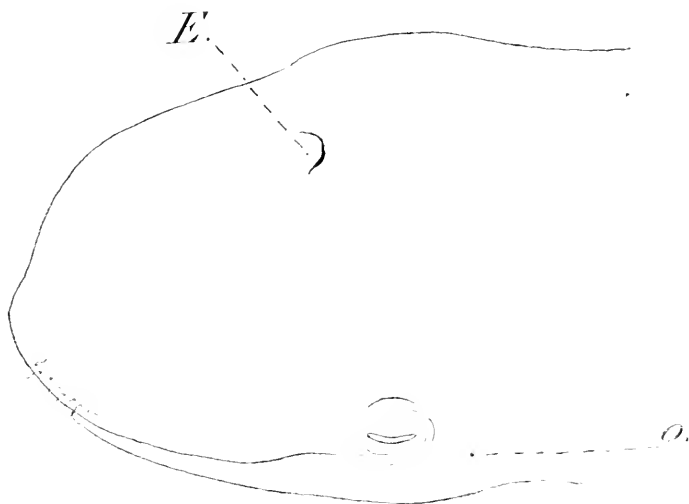


FIG. V. Tête de l'Embryon, vue de 3/4 et supérieurement (même légende).

châtre vers la face abdominale. La zone grise contourne la mâchoire inférieure, entoure les pectorales et s'écartant des orifices génito-urinaire et anal, gagne la nageoire caudale qu'elle entoure entièrement. Les proportions numériques sont les suivantes :

De la lèvre inférieure au milieu de la caudale . . . . .	1,25
du museau au bord antérieur de la dorsale . . . . .	0,66
longueur de la base de la dorsale . . . . .	0,18
du bord postérieur de la dorsale au milieu de la caudale . .	0,55
du museau à l'évent . . . . .	0,23
demi-longueur de la fente buccale . . . . .	0,14
du museau au bord antérieur de l'œil . . . . .	0,19

de l'évent au bord antérieur de l'œil.....	0,15
du bord postérieur de l'œil à l'oreille.....	0,05
de l'œil à la base de la pectorale.....	0,14
de la base de la pectorale à son extrémité.....	0,26
de la lèvre inférieure au milieu des pectorales.....	0,25
largeur des pectorales à leur base.....	0,07
longueur du bord antérieur de la pectorale (en suivant la courbe) .....	0,28
largeur de la pectorale au niveau de la palette.....	0,08
bord antérieur de la dorsale (en suivant la courbe).....	0,28
bord postérieur de la dorsale (en suivant la courbe).....	0,15
hauteur perpendiculaire de la dorsale.....	0,12
hauteur médiane de la caudale.....	0,10
longueur du bord antérieur d'un lobe de la caudale.....	0,27
longueur du bord postérieur d'un lobe de la caudale.....	0,14
de la lèvre inférieure à l'ombilic.....	0,54
de l'ombilic à la vulve.....	0,16
longueur de la vulve, du périnée et de l'anus.....	0,11
de l'anus au milieu de la caudale .....	0,40
écartement des coins de la commissure labiale.....	0,24
Circonférence à la nuque.....	0,65
— à l'ombilic.....	0,80
— à l'anus.....	0,42
— à la base de la caudale.....	0,20
Poids total.....	kil. 22

### III. Description des viscères.

#### TUBE DIGESTIF.

Les gencives sont lisses et sans dents visibles, la langue est peu mobile. L'œsophage est traversé par le tube aryténo-épiglottidien du larynx. L'estomac comprend plusieurs poches : la *poche cardiaque*, la plus grande forme un diverticule conique en arrière : la muqueuse stomacale dans cette première poche présente des sillons anastomosés qui vont en s'accen-

tuant vers le fond du diverticule ; — à la sortie de la poche cardiaque, l'estomac subit un étranglement et forme la *poche pylorique*, de forme globuleuse, cette chambre est assez spacieuse, mais d'épais replis de la muqueuse, très circonvolutionnés, réduisent fortement sa cavité : le sphincter pylorique en marque la sortie. L'intestin grêle forme deux *chambres duodénales* : la première, très étroite



FIG. VI. *L'estomac et la rate* (1/2 gr. nat.). *r.*, rate.

est bordée de deux parois très rapprochées : la seconde est une large dilatation du duodénum qui se continue ensuite, formant l'ampoule de Vater.

La rate fixée sous l'estomac est de taille très réduite et à peu près sphérique. Le foie massif et bilobé reçoit les vaisseaux ombilicaux.

L'intestin contenait une assez forte quantité de méconium, vert sous l'influence de la bile.

Poids du foie.....	410 grammes.
poids de la rate.....	11 —
poids de l'estomac.....	120 —
longueur de l'intestin.....	8 m. 60

#### SYSTÈME RESPIRATOIRE ET CIRCULATOIRE.

MURIE a décrit avec soin l'appareil spiraculaire du *Grampus* adulte : nous avons retrouvé sur l'embryon les différentes parties signalées par le naturaliste anglais.

L'évent débouche dans la chambre spiraculaire impaire. Celle-ci se continue postéro-inférieurement par les narines mais forme antérieurement et de chaque côté de l'ethmoïde une poche aplatie dorso-ventralement, mais très élargie latéralement, les sacs spiraculaires. En arrière et sur les côtés, la chambre spiraculaire fournit par deux orifices étroits une communication à deux autres sacs en forme de boyaux allongés,

en doigt de gant, les sacs maxillaires.

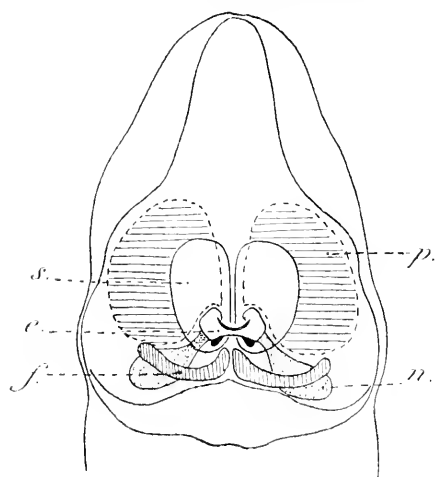


FIG. VII. *Disposition des sacs de l'évent* (inspiré de MURIE) (schéma).

*e*, chambre de l'évent; *s*, sacs spiraculaires;  
*p*, sacs prémaxillaires; *j*, sacs nasofrontaux;  
*u*, sacs maxillaires.

Au-dessus des sacs spiraculaires et séparés en ligne médiane par une étroite cloison s'étendent les sacs prémaxillaires qui atteignent le bord externe du crâne. Chevauchant les sacs nasaux et séparés également en ligne médiane les sacs naso-frontaux forment un arc qui réunit la chambre de l'évent à la partie postérieure des sacs prémaxillaires. La paroi des

sacs prémaxillaires est alvéolaire et non recouverte d'une membrane lisse comme celle des autres sacs. Nous croyons que c'est l'homologue de cette région, avec atrophie du sac gauche et développement du sac droit, qui fournit chez les *Physeteridae* l'organe du *spermaceti*. Le larynx traverse l'œsophage et s'engage dans les orifices postérieurs des narines.

Les poumons sont inégaux et entourent le cœur. Le poumon droit est sensiblement d'un volume inférieur au poumon gauche; il est en effet déprimé par le cœur, situé à peu près médianement avec une légère asymétrie vers la droite. Le cœur présente une forme globuleuse, il est un peu plus allongé dans

le sens transversal, que dans le sens longitudinal. La paroi des oreillettes est munie, renforcée par des fibres tendineuses dans les auricules. La paroi des ventricules, surtout celle du ventricule gauche est très musculaire : les valvules sont bien développées.

Le caractère le plus intéressant du cœur de cet embryon est la présence dans la paroi interauriculaire d'un *trou de Botal* de grand diamètre. Cet orifice parfaitement circulaire est bordé par quelques fibres tendineuses qui empiètent sur sa lumière.

Poids du poumon droit .....	125 grammes.
poids du poumon gauche .....	275 —
poids du cœur .....	155 —
hauteur des ventricules .....	0,07 —
largeur du cœur à la base .....	0,09 —
diamètre du trou de Botal .....	0,015 —

#### ORGANES GÉNITO-URINAIRES.

Les reins sont lobulés : leurs lobules sont très indépendants et mal soudés : des feuilletts mésentériques les séparent encore et leur laissent une individualité propre : ils sont disposés en grappe autour des bassinets rénaux. Les uretères sortent à l'extrémité inférieure du rein et débouchent par deux valvules antoclaves dans la base de la vessie.

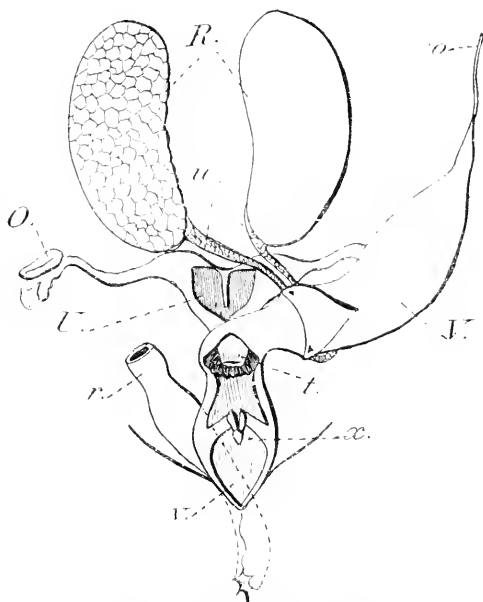


FIG. VIII. *Organes génito-urinaires* (schéma).

*R*, reins ; — *u*, uretères ; — *V*, vessie urinaire, latéralement rabattue et incisée pour montrer les valvules des uretères ; — *O*, ovaires ; — *U*, utérus bicorne, en partie disséqué ; — *t*, museau de tanche ; — *x*, clitoris ; *v*, vagin ; *r*, rectum.

La vessie urinaire est reliée à l'ombilic par l'ouraqué qui se continue dans le cordon. Placée en ligne médiane, elle s'étend au delà des reins et fait directement suite au vagin en recouvrant l'utérus. Les ovaires encore peu développés forment deux petites glandes accolées aux pavillons des oviductes. L'utérus est nettement bicorné avec une cloison médiane bien marquée; il forme un museau de tanche dans le vagin. La muqueuse vaginale porte de fines rainures. Nous avons décrit plus haut l'orifice génital et ses annexes.

#### IV. Description du squelette.

Nous essaierons de décrire rapidement le squelette en l'étudiant principalement au point de vue du degré d'ossification.

##### CRANE.

Le crâne présente une asymétrie assez bien marquée : les os du côté droit sont plus développés que ceux du côté gauche. Cette asymétrie porte surtout dans la région faciale. Un des caractères principaux de ce crâne embryonnaire est l'absence de suture d'une grande partie des os entre eux. Les os adhèrent aux méninges sous jacentes et gardent ainsi leurs rapports, mais ils ne sont ni soudés, ni articulés les uns aux autres. Les lignes suturales sont marquées par des denticulations marginales mais les os sont encore libres et chevauchent les uns sur les autres. La cavité cérébrale est ouverte de toutes parts. Une partie des os est articulée mais les lignes de suture présentent des régions cartilagineuses.

Un seul os est entièrement cartilagineux — il le demeure parfois chez l'adulte — c'est l'éthmoïde.

Les sutures suivantes sont également cartilagineuses :

entre le supraoccipital et les exoccipitaux ;

entre les exoccipitaux et le basioccipital ;

entre le basioccipital et le basisphénoïde ;

entre le basisphénoïde et le præsphénoïde ;

entre le præsphénoïde et le vomer.

Par l'absence d'ossifications totales et de sutures dans les os du crâne, celui-ci peut s'accroître considérablement sans modifier la forme ou les rapports essentiels des os. Seuls, les os propres de l'oreille, tympanal et vestibule, semblent avoir déjà acquis le développement et le degré osseux qu'ils auront dans l'animal âgé.

Plusieurs naturalistes et parmi eux FLOWER ayant déjà décrit l'ostéologie du *Grampus* adulte, je me bornerai à noter les caractères embryonnaires.

Les os de la région occipitale sont soudés entre eux par des formations cartilagineuses. Le supraoccipital fait corps à sa partie supérieure avec un interpariétal dont le bord antérieur est libre mais porte une denticulation suturale qui l'unira postérieurement aux frontaux; une échancrure latérale marque la séparation de l'interpariétal et du supraoccipital: la base de ce dernier est parcourue par une crête sagittale. De chaque côté de la ligne médiane une suture cartilagineuse réunit le supraoccipital aux exoccipitaux, mais cette suture très restreinte laisse latéralement place à une fontanelle bien développée, les bords externes du supraoccipital, libres, recouvrent partiellement la région supérieure des exoccipitaux.

Le trou occipital est limité sur une faible longueur en haut par le supraoccipital; latéralement et pour une large part par les exoccipitaux, en bas par le basioccipital. Les condyles sont formés par les exoccipitaux avec la participation du basioccipital; leur structure est cartilagineuse. Les exoccipitaux libres à leur bord externe chevauchent sur les temporaux et les pariétaux. A leur partie inférieure, ils s'articulent par une région cartilagineuse avec le basioccipital.

Cet os forme deux expansions latérales et s'unit en avant avec le basisphénoïde.

Le basisphénoïde est placé entre deux sutures cartilagineuses l'une en arrière avec le basioccipital, l'autre en avant avec le præsphénoïde. Latéralement le basisphénoïde porte les alisphénoïdes, et de même le præsphénoïde maintient deux ailes

plus petites, les orbitosphénoïdes. A leur face ventrale le præsphénoïde et le basisphénoïde sont recouverts par le vomer. Le præsphénoïde s'articule en avant avec l'ethmoïde.

Les temporaux ont une forme très déchiquetée, ils comprennent une large expansion latérale recouverte partiellement par les exoccipitaux; antérieurement une apophyse massive marque le processus zygomatique; une autre apophyse irrégulière et grêle part vers la face inférieure du crâne s'articuler avec le bord postérieur des alisphénoïdes.

C'est dans la cavité limitée par le temporal, l'exoccipital et le basioccipital que sont logés les os de l'oreille: ces os, nous l'avons déjà dit, ont déjà atteint la forme et la structure qu'ils auront chez l'adulte.

Les pariétaux sont fort minces et entièrement libres; ils portent des bords dentelés pour se souder en arrière ou supraoccipital et aux exoccipitaux, supérieurement à l'interpariétal, en avant aux frontaux, inférieurement à la région squamosale des temporaux. Ces os présentent des trous par suite d'une ossification incomplète.

Les frontaux sont représentés par deux larges os plats, légèrement inégaux, s'articulant sur une partie de leur parcours en ligne médiane et recouvrant en arrière sans leur être soudés les bords de l'interpariétal et des pariétaux. Inférieurement une sorte de crête s'unit aux alisphénoïdes et orbitosphénoïdes, formant ainsi le fond de l'orbite. Une forte apophyse dirigée en avant s'engage sous le maxillaire et le jugal. Parallèlement à leur bord postéro-externe, les frontaux portent nettement dessinée l'empreinte du recouvrement des maxillaires.

Ces os, qui constituent à eux seuls presque toute la région faciale, sont doublés à leur face inférieure par les frontaux dans la région supraorbitaire. Ils recouvrent de même le jugal, en forme de V à branches d'inégale épaisseur, dont l'antérieure est unie au processus zygomatique du temporal par un tendon grêle représentant l'arcade.

Les palatins adhèrent aux maxillaires sans leur être soudés.



Les ptérygoïdiens s'appuient sur les palatins pour former avec eux des cornets osseux dont la paroi inférieure est complète chez l'adulte, mais dans le crâne que nous étudions, cette paroi est incomplète et les cornets ouverts largement. Une longue apophyse s'incurve en arrière pour recouvrir le vomer dans sa région sphénoïdienne. Les intermaxillaires forment une expansion laminiforme à la face supérieure des maxillaires, les écartant en ligne médiane, mais sont à peine visibles à la face inférieure. Chaque intermaxillaire est soudé au maxillaire correspondant. L'asymétrie de ces os est nette, la région droite étant plus développée que la région gauche.

Médianement, ils forment une rigole dans laquelle s'engagent la partie antérieure de l'ethmoïde et du vomer.

Le vomer présente la forme classique du bateau ou du soc de charrue. Il est légèrement comprimé dans sa région postérieure. Il émet en arrière un processus laminiforme qui recouvre le sphénoïde jusqu'à la suture occipitosphénoïdale. Ce processus est recouvert sur les côtés par les apophyses des ptérygoïdiens. Le vomer est fortement articulé par une zone cartilagineuse au proësthénoïde. Dans sa partie carénée, le vomer laisse voir par une petite fenêtre la tige de l'ethmoïde, cette petite fenêtre vient d'une insuffisance de matière osseuse.

L'ethmoïde est entièrement cartilagineux : il est formé d'une longue tige qui repose dans la gouttière vomérienne. En arrière, il s'appuie sur le présphénoïde, il se termine supérieurement par une sorte de cuilleron qui s'avance contre la suture médiofrontale. Ce cuilleron est dévié sur la gauche.

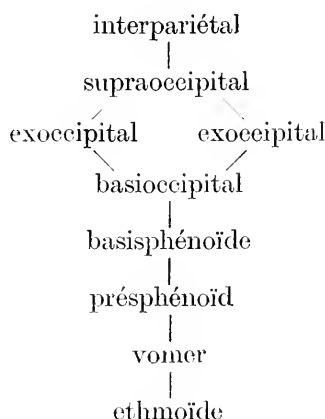
Sur lui s'appuient les nasaux, représentés par deux petits os en forme de crêtes de coq, très lobés. Le droit est presque deux fois plus grand que le gauche.

Les conduits olfactifs passent entre la région amincie du vomer et la face postérieure des cornets ptérygoïdiens.

Nous résumerons les caractères de ce crâne en voie de développement.

En ligne médiane les os impairs (et les exoccipitaux) sont sou-

dés entre eux par des formations cartilagineuses en une série ininterrompue ci-dessous indiquée.



Latéralement les os pairs non encore articulés sont libres et chevauchent les uns sur les autres. Les principales fontanelles sont

médianement, entre l'éthmoïde et l'interpariétal ;

latéralement, entre le supraoccipital et les exoccipitaux

entre le supraoccipital et les pariétaux.

L'accroissement dans le plan de symétrie se fera principalement dans l'interruption entre l'éthmoïde et l'interpariétal et dans les régions suturales. Sur les côtés, entre tous les os jusqu'à soudure complète. *La série médiane des os impairs soudés semble être le point d'appui du travail d'articulation des os du crâne.* L'asymétrie semble plus marquée dans l'embryon que chez l'adulte : dans le crâne embryonnaire, elle intéresse principalement les frontaux, les maxillaires et intermaxillaires, les nasaux et l'éthmoïde.

#### MACHOIRE INFÉRIEURE ET DENTITION.

La mâchoire inférieure est formée par deux longues branches s'amincissant vers la partie antérieure. La symphyse maxillaire est encore à peine indiquée : le trou dentaire est immense ;

l'angle de la mâchoire et l'apophyse coronoïde sont peu marqués.

Longueur d'un ramus : 0 m. 20.

En incisant la gencive, on trouve dans une rainure des dents déjà bien formées, ces dents sont coniques très légèrement arquées, elles sont au nombre de 4 sur le ramus gauche et de 3 sur le ramus droit. La mâchoire inférieure porte seule des dents.

Je cite, d'après VAN BENEDEN et GERVAIS, la dentition des échantillons de *Grampus* adultes observés par les naturalistes à titre de comparaison :

MÖBIUS		0 — 0
DUMÉRIE	Brest	2 — 2
	Japon	2 — 2
D'ORBIGNY	l'Aiguillon	3 — 3
—	—	4 — 4
FLOWER	Concarneau	3 — 4
FISCHER	Arcachon	4 — 4
VAN BENEDEN	Algérie	5 — 4
LAURILLARD	Nice	5 — 5
—	—	6 — 6

#### APPAREIL HYOÏDIEN.

L'appareil hyoïdien est en majeure partie cartilagineux, il présente cinq points principaux d'ossification :

- un point d'ossification pour le thyrohyal ; 1
- un point d'ossification pour chaque basilhyal 2
- un point d'ossification pour chaque corne antérieure 2

La région située entre le thyrohyal et les basilhyaux est cartilagineuse ainsi que les extrémités postérieures du corps de l'hyoïde. L'ensemble du corps forme un croissant à concavité postérieure. Les grandes cornes sont cartilagineuses dans la région styloïdienne et à leur base près du thyrohyal, mais médianement les ceratohyaux sont ossifiés et forment un long os de chaque côté.

Thyrohyal diamètre de l'ossification.....	0,02
Basihyal longueur de la région ossifiée.....	0,02
— largeur de la région ossifiée.....	0,01
Grandes cornes longueur totale.....	0,09
Ceratohyal ossifié.....	0,045

#### COLONNE VERTÉBRALE

La colonne vertébrale a pour formule :

$$7 C + 12 D + 16 L + 30 SC. \text{ soit } 65 \text{ vertèbres.}$$

Chaque vertèbre comprend pour le centrum 3 points d'ossification, un pour le corps, les deux autres pour chaque épiphyse. Dans l'embryon les épiphyses sont encore cartilagineuses et tendineuses. Les apophyses épineuses et transverses ne présentent aucun début d'ossification. L'arc neural proprement dit est ossifié : le tron médullaire est bordé par deux régions osseuses latérales, s'étendant du centrum à la base de l'épiphyse épineuse.

La région cervicale des *Grampus* se décompose en deux parties, l'une comprenant les six premières vertèbres soudées ensemble, l'autre la septième cervicale isolée.

Dans l'embryon, les corps des vertèbres sont encore nettement distincts dans la première région et séparés les uns des autres par de minces couches fibreuses. Les corps vertébraux sont encore cartilagineux à la périphérie. L'ossification est plus avancée et apparaît extérieurement à la partie inférieure du corps de l'atlas. L'atlas et l'axis portent des apophyses transverses cartilagineuses, peu développées ; la région des apophyses épineuses est fortement synostosée en une masse unique cartilagineuse. Les arcs neuraux sont ossifiés et distincts, seuls ceux de l'atlas et de l'axis sont fortement coalescents.

La septième cervicale libre est en réalité une vertèbre dorsale, elle porte une facette articulaire pour la première paire de côtes. De plus, dans un squelette de *Grampus* adulte, appartenant aux collections de la Faculté des Sciences de Rennes,

et que mon maître et ami, M. le professeur GUITEL me permit d'observer, il existait une soudure incomplète entre cette septième cervicale et la première dorsale. Cette anomalie individuelle est intéressante puisqu'elle montre la tendance de la septième cervicale à s'allier aux dorsales de préférence aux cervicales antérieures.

Dans la région caudale, une ossification de même nature que celle des arcs neural des vertèbres, consolide les os en chevron. Les côtés de l'arc hémal sont ossifiés tandis que les extrémités de l'os sont encore cartilagineuses.

#### CÔTES ET STERNUM.

Les côtes sont au nombre de douze paires, elles comprennent une partie vertébrale et une partie sternale, toutes deux ossifiées sauf à leurs extrémités et réunies entre elles par une région ligamenteuse.

Longueur de la partie vertébrale de la 3<sup>e</sup> côte (prise comme type)..... 0,180

Longueur de la partie sternale de la 3<sup>e</sup> côte (prise comme type)..... 0,055

Cinq paires de côtes s'articulent directement au sternum. Le sternum chez l'adulte est un plastron osseux, d'une seule pièce, celui de l'embryon présente plusieurs segments distincts. Le premier segment présente une large surface ossifiée, cintrée légèrement sur les côtés, rehaussée supérieurement. Cette ossification est comprise entre deux zones cartilagineuses : l'une formant l'extrémité supérieure du manubrium est percée de deux petits trous, l'autre sépare le premier segment sternal du second.

Le deuxième segment sternal comprend une région osseuse, latéralement biconcave et développée irrégulièrement et asymétriquement en haut et en bas.

Le troisième segment sternal est une masse cartilagineuse sur les côtés de laquelle se trouvent deux petits centres d'ossi-

fication, de forme circulaire, placés asymétriquement. Le sternum du *Grampus* embryonnaire est donc constitué par trois segments dont le degré d'ossification décroît d'avant en arrière.

Premier segment sternal hauteur de la région ossifiée . . .	0,035
Premier segment sternal plus petite largeur . . . . .	0,02
2 <sup>e</sup> segment sternal hauteur de la région ossifiée . . . . .	0,025
2 <sup>e</sup> segment segment sternal plus petite largeur . . . . .	0,01
3 <sup>e</sup> segment sternal diamètre des centres d'ossification . .	0,007
longueur totale du sternum . . . . .	0,105

#### CEINTURES ET MEMBRES.

L'omoplate est ossifiée en majeure partie : le bord postérieur porte cependant une large zone marginale cartilagineuse. L'extrémité de l'acromion, l'apophyse coracoïde et le contour de la cavité glénoïde sont aussi cartilagineux.

L'humérus, le radius, le cubitus sont ossifiés à l'exception de leurs épiphyses.

Les carpiens sont entièrement cartilagineux.

Certaines phalanges sont cartilagineuses, d'autres présentent de petits noyaux d'ossification en lentilles, certaines enfin sont en grande partie osseuses et comprennent des rondelles osseuses biconcaves latéralement entre des plaques cartilagineuses.

Les métacarpiens des 3 premiers doigts sont ossifiés en grande partie, celui du 4<sup>e</sup> doigt représente un petit noyau osseux, le 5<sup>e</sup> métacarpien est entièrement cartilagineux.

La formule des phalanges est la suivante : (nous donnons à côté du nombre de phalanges le nombre de celles-ci présentant un point d'ossification).

Doigt	Nombre de phalanges	Phalanges ossifiées
I	2	0
II	9	7
III	7	5
IV	3	0
V	1	0

Seuls les 2<sup>e</sup> et 3<sup>e</sup> doigts présentent un début d'ossification. Les os pelviens sont très petits et représentés par une tige grêle cartilagineuse bordée latéralement d'un volumineux centre d'ossification.

Os pelvien : longueur de la tige cartilagineuse. . . . . 0,035

### OUVRAGES CONSULTÉS

- 1880 VAN BENEDEN ET GÉRAIS. Ostéographie des Cétacés vivants et fossiles. Paris 1868-1880.  
 1878. FLOWER. Proc. Zool. Soc. 1878.  
 1866. GRAY. Cat. of Seals and Whales in Brit. Mus.  
 1893. KÜKENTHAL. Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Walthieren. (Denkschr. Med. Nat. Gesell. Jéna vol. III).  
 1870. MURIE. On Risso's *Grampus* (Journ. of Anat. et Physiol. ser. 2. t. V. p. 118. pl. V).  
 1872. TURNER. De la placentation des Cétacés comparée à celle des autres Mammifères (Journal de Zoologie 1872).

### EXPLICATION DES PLANCHES

#### PLANCHE VIII

FIG. 1. *Le Placenta en extérieurement* (1/12 grandeur naturelle).

FIG. 2. *Une portion du cordon ombilical* (1/2 gr. nat.).

a, artères ombilicales ; — v, veines ombilicales ; — o, ouraque ; — c, T. corps de Turner.

FIG. 3. *L'Embryon vu latéralement* (1/12 gr. nat.).

o, orifice auditif externe ; — C, cordon ombilical ; — a, anus ; — ♀, vulve.

FIG. 4. *Le même, vu par la face ventrale* (1/12 gr. nat.).

B, bouche ; C, cordon ombilical ; ♀, vulve ; m, mamelles ; a, anus.

FIG. 5. *La vulve et l'anüs* (1/4 gr. nat.).

♀, vulve ; a, anus ; M, mamelles ; X, clitoris.

FIG. 6. *L'estomac ouvert* (1/3 gr. nat.).

œ, œsophage ; — C, cardia ; P, pylore ; D, duodenum ; p. c. poche cardiaque ; p. p. poche pylorique ; p. d. poches duodénales.

FIG. 7. *Le cœur ouvert* (1/3 gr. nat.).

O. G. oreille gauche ; O. D. oreillette droite ; V. G. ventricule gauche ; V. D. ventricule droit ; v. t. valvule tricuspide ; A. g. auricule gauche a. p. artère pulmonaire ; ao, aorte ; T. B. trou de Botal.

## PLANCHE IX

FIG. 8. *Le crâne, vu par la face supérieure* (1/2 gr. nat.).

FIG. 9. *Le crâne, vu par la face postérieure* (1/2 gr. nat.).

FIG. 10. *Le crâne, vu par la face inférieure* (1/2 gr. nat.).

*Légendes pour les figures 8, 9 et 10.*

*S. oc.* supraoccipital; — *B. oc.* basioccipital; — *Ero.* exoccipital; *Ip.* interpariétal; — *Pa.* pariétal; — *Fr.* frontal; — *T.* temporal; — *Ty.* tympanal; — *Br.* basi-sphénoïde; *Ps.* presphénoïde; — *As.* alisphénoïde; — *Os.* orbitosphénoïde; *Ptg.* pterygoïdien; — *Pl.* palatin; — *Jg.* jugal; — *V.* vomer; — *E.* ethmoïde; — *Mx.* maxillaire; — *Imx.* internaxillaire; *N.* nasal; *Co.* condyle occipital; *Npd.* orifice nasal postérieur droit.

FIG. 11. *Le sphénoïde* (1/12 gr. nat.).

(Même légende que pour les figures précédentes).

FIG. 12. *L'ethmoïde et le vomer* (1/12 gr. nat.).

(Même légende); *n.* place d'insertion des nasaux.

FIG. 13. *Le nasal droit* (2/3 gr. nat.).

FIG. 14. *Le nasal gauche* (2/3 gr. nat.).

FIG. 15. *La mâchoire inférieure, ramus droit* (2/3 gr. nat.).

*Co.* condyle; *A. co.* apophyse coronale; *D.* dents; *G.* gencive.

FIG. 16. *Une dent isolée* (2/3 gr. nat.).

FIG. 17. *L'hyoïde* (1/2 gr. nat.).

*TH* Thyrohyal; — *BH*, basihyal; — *CH*, ceratohyal;

FIG. 18. *Les vertèbres cervicales antérieures soudées, vues antérieurement* (1/12 gr. nat.).

FIG. 19. *Les mêmes, vues latéralement.* *I.* atlas; *II.* axis; *III-IV.* vertèbres cervicales soudées *VII*; 7<sup>e</sup> cervicale, libre.

FIG. 20. *Une vertèbre lombaire* (1/2 gr. nat.).

*Ac* apophyse épineuse; — *At.* apophyse transverse; *C.* centrum; *Au.* arc neural

FIG. 21. *Le sternum, face ventrale* (2/3 gr. nat.).

*I, II, III.* les trois segments sternaux.

FIG. 22. *Un os en chevron* (2/3 gr. nat.).

FIG. 23. *L'omoplate* (1/2 gr. nat.).

*Gg.* cavité glénoïde; — *a. c.* apophyse coracoïde; — *A.* acromion.

FIG. 24. *Le membre antérieur gauche* (1/2 gr. nat.).

*H.* Humérus; *C.* cubitus; *R.* radius; *Ca.* carpe; *I, II, III, IV, V.* les cinq doigts.

FIG. 25. *Un os pélicien* (2/3 gr. nat.).



# ÉTUDE MONOGRAPHIQUE SUR LES ACINÉTIENS

I

## Recherches expérimentales sur l'étendue des variations et les facteurs tératogènes.

PAR

BERNARD COLLIN

Préparateur à la Station Zoologique de Cette.

### SOMMAIRE :

I. INTRODUCTION.....	421
II. EXPOSÉ DES RÉSULTATS.....	425
a. <i>Tokoplrya infusiformis</i> (Stein).....	425
b. <i>Tokoplrya quadripartita</i> (Cl. et L.).....	433
c. <i>Tokoplrya cyclo-pum</i> (Cl. et L.).....	438
d. <i>Discophrya elongata</i> (Cl. et L.).....	440
e. <i>Discophrya Steinii</i> (Cl. et L.).....	462
f. <i>Taracineta homari</i> (Sand) et <i>P. crenata</i> (Fraipont).....	468
g. <i>Paracinetu patula</i> (Cl. et L.).....	472
III. CONCLUSIONS.....	478
a. Synthèse des faits acquis (la croissance hypertrophique, les régressions morphologiques, les changements nucléaires).....	478
b. Considérations générales sur le cycle des Acinètes.....	486
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.....	492
EXPLICATION DES PLANCHES.....	496

### I. INTRODUCTION

Comme préface à une étude d'ensemble du groupe des Acinètes qui doit paraître ici même prochainement, j'ai cru devoir réunir toute une catégorie de faits dont j'ai été témoin au cours de mes recherches (ainsi que certains auteurs avant

moi) et qui ne rentrent certainement pas dans le cycle évolutif normal des espèces où on les observe.

Ces faits exigent pour apparaître un ensemble de conditions qui ne se trouvent réalisées que rarement dans le milieu naturel, mais qu'on obtient par contre aisément en culture, par les méthodes d'élevage courantes. S'ils sont encore fort peu connus, cela est dû, sans aucun doute, au nombre très restreint des chercheurs qui, jusqu'ici, se sont préoccupés d'étudier ces organismes en ne se confiant pas uniquement au hasard des récoltes, mais en suivant, à travers les générations successives, des *raees* au « pedigree » dûment enregistré, comme on l'a fait depuis longtemps pour les Ciliés les plus divers.

La pratique des cultures n'est nullement difficile pour la plupart des formes (au moins chez les Acinétiens d'eau douce, car ceux qui vivent dans l'eau marine prospèrent souvent très mal en milieu confiné); il suffit de renouveler l'eau tous les jours environ, voire même tous les 2 ou 3 jours, si l'on ne désire pas une culture intensive, et d'ajouter chaque fois la nourriture appropriée, c'est-à-dire une espèce de Cilié telle que l'Acinétien la capture volontiers. Je dois faire remarquer néanmoins que dans toutes les expériences dont il est ici question, l'eau fut changée quotidiennement et même la culture repiquée sur verres de montre neufs à intervalles de 8 jours environ, pour assurer un nettoyage parfait. On ne saurait en conséquence attribuer l'observation des phénomènes pathologiques, très souvent dégénératifs, qui vont être exposés, à un renouvellement insuffisant du liquide employé, entraînant pour les Infusoires une intoxication lente.

L'extrême variabilité d'aspect des Suceurs, surtout si on les compare aux Protistes d'autres groupes, (dans les limites d'une même espèce), a attiré de bonne heure l'attention des micrographes, et pour ne citer ici qu'une opinion entre beaucoup, je rapporte ce qu'en dit SAND (1901, p. 144) dans un paragraphe tout spécial qu'il consacre à ce sujet: « Chez

certaines espèces de Tentaculifères, dit-il, tous les individus semblent coulés dans le même moule ; d'autres, au contraire, sont susceptibles de variations considérables qui étonnent les naturalistes habitués à la fixité infiniment plus grande des espèces chez les Infusoires (Ciliés) et chez les Métazoaires. » Mais, sous ce titre de *variations*, l'auteur ne signale guère que les changements temporaires de forme et de volume qui affectent l'individu au cours de son existence, lorsque sa masse s'accroît soudain par l'ingestion d'une proie volumineuse, ou au contraire se réduit d'une quantité parfois considérable, par le départ des embryons.

Ce sont là, en vérité, des modifications d'aspect tout à fait superficielles dont l'étendue probable est facile à calculer et qui, dans la plupart des cas, n'altèrent en quoi que ce soit les caractères morphologiques fondamentaux sur lesquels on fait reposer avec raison la diagnose des espèces et des genres. Il en est tout autrement des *changements de structure* qui font l'objet de ce travail et que j'envisagerai seuls ici, car ils amènent l'espèce à posséder (pour un certain nombre du moins de ses individus), un facies morphologique tout à fait différent de celui-là même par lequel elle se trouve définie.

De tels cas sont très rares, apparemment, dans la nature. CLAPARÈDE et LACHMANN (1858-61) ont trouvé, pour *Tokophrya cyclopus*, à côté des exemplaires typiques à 2 faisceaux de suçoirs latéraux, d'autres individus à 3 ou 4, ou encore à faisceaux peu distincts, les suçoirs étant dispersés sur la face apicale presque entière. STEIN admet (1851, 1854, 1859.) pour son « *Acineta* » (= *Tokophrya*) *infusionum*, un cycle de variations encore plus étendu, et sur lequel je reviendrai dans les pages qui vont suivre. SAND enfin a signalé, dans son chapitre « *Anomalies* » (1901, p. 146), le cas d'un exemplaire d'*Acineta tuberosa* à symétrie triradiée, équivalant morphologiquement, dit l'auteur, à « 3 moitiés d'*Acineta tuberosa* normales. » Ce cas est demeuré jusqu'à présent unique, bien que

l'espèce en question se trouve être des plus communes que l'on puisse observer.

Ce sont là véritablement des « monstres », puisqu'il y a, par le fait des aberrations de structure, transformation complète de la symétrie primitive, rendant l'être méconnaissable. Mais ces monstres sont viables et peuvent mener même existence que les individus normaux. On ignore tout encore sur leur mode de genèse et sur la transmission possible de leurs anomalies par voie d'hérédité

Pour les autres groupes de Protistes, si nous ne tenons pas compte des modifications produites par des milieux artificiels, ou bien sur des Amibes, (MUSGRAVE et CLEGG, 1904; NÄGLER, 1909), ou bien sur des Trypanosomes (DOFLEIN, 1910) [ces faits rentrant plutôt dans le domaine de l'adaptation immédiate aux conditions ambiantes que dans celui de l'anomalie], il ne reste plus guère à considérer que les monstruosité variées obtenues expérimentalement chez certains Infusoires ciliés, par mérotomie incomplète ou totale, par autotomie spontanée ou provoquée, par centrifugation ou autrement, *en tout cas à la suite d'une lésion mécanique*. Qu'il suffise de rappeler les expériences couronnées de succès de GRUBER (1885 et 1886), de BALBIANI (1892), de PROWAZEK (1904 a et b), et enfin de POPOFF (1909) et MAC CLENDON (1909); ces auteurs ayant opéré sur des *Paramécies*, des *Stylonychia* et surtout des *Stentor*. Je n'entrerai pas ici dans le détail de ces travaux que je me contente de signaler, les résultats qui y sont consignés n'étant pas directement comparables avec les miens, obtenus *par l'action spontanée des seules méthodes d'élevage, sans aucune trace de traumatisme*.

Les diverses espèces que j'ai eu l'occasion d'étudier m'ont paru réagir à l'action des mêmes causes extérieures suivant un mode qui leur est propre et même diffère beaucoup, pour une espèce unique, d'une période à la suivante. C'est pourquoi j'ai préféré exposer séparément les séries d'expériences qui ont été tentées pour chacune de ces formes et comparer seulement

ensuite, au cours des *Conclusions* qui terminent ce travail. Je laisserai par ce moyen un caractère plus objectif aux faits, leur énumération demeurant en liaison très intime et constante avec celle des moyens mis en œuvre.

Une étude simultanée eût pu sembler plus suggestive, mais en même temps elle eût risqué parfois d'enlever aux phénomènes (pas toujours concordants entre eux) un peu de leur valeur de documents exacts, en les soumettant aux limites d'un cadre tracé d'avance. Si beaucoup de questions n'ont été que posées et non pas résolues, c'est que j'estime que rien n'est pire qu'une solution prématurée, surtout dans un domaine où tout est encore hypothèse.

## II. EXPOSÉ DES RÉSULTATS

### *A. Tokophrya infusionum* (Stein)

Cette espèce est fort difficile à bien caractériser en tant que très polymorphe, ce qui n'a pas manqué d'amener des confusions multiples dans sa synonymie, parmi tous les auteurs qui s'en sont occupés. (1)

STEIN connaissait, pour les avoir trouvées en grand nombre à la surface des infusions (1851 et 1854), les formes très variées d'un Acinète qu'il rapportait à la fois à la *Podophrya fixa* d'Ehrenberg, ainsi qu'à l'*Actinophrys sol* de ce dernier auteur. La première désignation correspondait selon lui aux exemplaires pédonculés, la deuxième aux exemplaires astyles et flottant librement. Il a vu souvent les 2 formes se conjuguer entre elles et leur union se terminer par une fusion totale des 2 corps protoplasmiques. Reconnaisant plus tard (1859) la double erreur commise par lui dans la nomenclature car l'Infusoire observé n'était ni l'un ni l'autre), il proposa le nom nouveau d'« *Acineta infusionum* », qui devint dans BÜTSCHLI

(1) Je n'insiste pas sur ce point qui sera traité prochainement en détail, dans les pages consacrées à la *Systématique* (2<sup>e</sup> partie de ce travail).

(1889) et dans SAND (1901) : *Tokophrya infusionum* (Stein).

BUCK, par contre (1884), ne vit jamais que les formes astyles, bien qu'il suivit pendant près de 3 mois l'espèce en culture pure, la nourrissant d'Oxytriches et de *Colpoda cucullus*. La reproduction qui s'effectue ici uniquement par embryon interne comme l'avait bien observé Stein, fut d'abord très active, puis diminua peu à peu d'intensité, pour cesser tout à fait vers la fin du deuxième mois. La dernière génération s'éteignit, âgée d'au moins 4 semaines, sans laisser d'autres descendants. La taille des exemplaires s'était très fortement réduite et au lieu de flotter librement, comme au début de la culture, ils demeuraient fixés par leur pôle postérieur, grâce à une sécrétion muqueuse très abondante, formant comme une sorte de coupe. Ne sachant si l'espèce étudiée par lui était une « forme astyle de la *Podophrya fixa* », comme il l'appelle dans le titre du mémoire, ou encore une « variété de l'*Acineta infusionum* de Stein », BUCK propose de la rapporter (à cause de son aspect au cours du dernier stade) au genre *Acineta* d'Ehrenberg, sous le nom provisoire d'*A. gelatinosa* Buck (1).

DANGEARD (1890), publia ses observations relatives à cette même espèce qu'il homologue à tort (renouvelant l'erreur de STEIN), à la *Podophrya fixa* (MÜLLER). C'était en réalité, comme on peut aisément s'en convaincre à l'examen de ses figures (surtout de celles d'entre elles qui ont rapport à l'embryon), *Tokophrya infusionum* (Stein), variété pédonculée. J'ai d'assez bonnes raisons de croire que la forme sessile décrite également par l'auteur au cours de ce travail, comme « *Trichophrya angulata* » n. sp., n'est autre chose à son tour que la variété astyle de ce même Acinète, c'est-à-dire la forme même qu'avait étudié BUCK.

(1) Ce nom qui doit, par mes observations, tomber en synonymie, a été appliqué dans la suite à des espèces toutes différentes auxquelles il ne convient point : d'un côté, par SAND (1896 et 1901) à une *Podophrya*, probablement nouvelle, et d'autre par SWARCZEWSKY (1908) à une *Acineta* à embryons amœboïdes qui n'a certes aucun point commun avec l'espèce de BUCK. La première de ces formes s'appellera désormais, pour éviter toute confusion, *Podophrya Sandi* n. sp., et la deuxième de même, en l'honneur du premier auteur qui nous l'ait fait connaître *Acineta Swarczewskyi* n. sp.

Je rencontrai *Tokophrya infusionum* vers le début d'Avril 1909, à la surface d'une macération végétale de 15 jours environ, formée de Renoncules d'eau et d'Algues conjuguées. Elle s'était établie en peuplements déjà nombreux, contre la pellicule ou « voile » superficiel formé de Bactéries et où pullulaient aussi, servant à sa nourriture, les Ciliés les plus divers. Dans ces conditions, au sein d'une eau très riche en matières organiques, et d'autre part beaucoup moins oxygénée que celle du fossé herbeux où avait été puisé le liquide de la culture, l'Acinétién était soumis à un gavage intense, sans repos ni relâche, sans doute bien différent de l'alimentation plutôt rare du milieu d'origine.

Dès lors, il y a lieu de se demander si les exemplaires sur lesquels débutait la série de mes observations, étaient bien de tout point conformes au type spécifique normal, tel qu'il doit se rencontrer dans les conditions naturelles. Le polymorphisme était toutefois bien moindre que dans les cultures de STEIN, sans doute d'âge plus avancé, et tous les exemplaires que je pus observer avaient un style bien net, muni d'une plaque basale, et variant en longueur de 1/10 environ du plus grand axe du corps à 1 fois cette mesure. Pour la forme, on pouvait distinguer 3 types, unis d'ailleurs entre eux par tous les intermédiaires : la variété de beaucoup dominante et généralement brévistyle (fig. 1 *a*) était en triangle isocèle avec les 2 angles latéro-supérieurs arrondis, donnant chacun naissance à un faisceau de suçoirs à implantation lâche ; d'autres exemplaires, à style un peu plus long, (fig. 1 *b*), montraient des angles plus aigus, avec tentacules mieux groupés, partant tous du même point dans chacun des faisceaux, et en même temps un tégument plus résistant, coriace et ressemblant à la loge de certaines *Acinetu* (*A. tuberosa*, par ex.). Peut-être même se rapporteraient-ils plutôt à la forme *fetida* de cette dernière espèce, et non à *T. infusionum* ; la connaissance des embryons permettrait seule d'en décider. Enfin, certains étaient sphériques avec 2 faisceaux lâches et montraient, assez

souvent les divers stades du bourgeonnement interne, (fig. 1 c) ; ils étaient d'ordinaire longi-styles et toujours laissaient voir 2 vacuoles contractiles, à pulsations alternatives ou rarement synchrones.

Les 2 types *b* et *c* disparurent en quelques jours, le dernier étant remplacé par un type brévistyle, également subsphérique (fig. 1 d) qui me parut en dériver par adaptation progressive

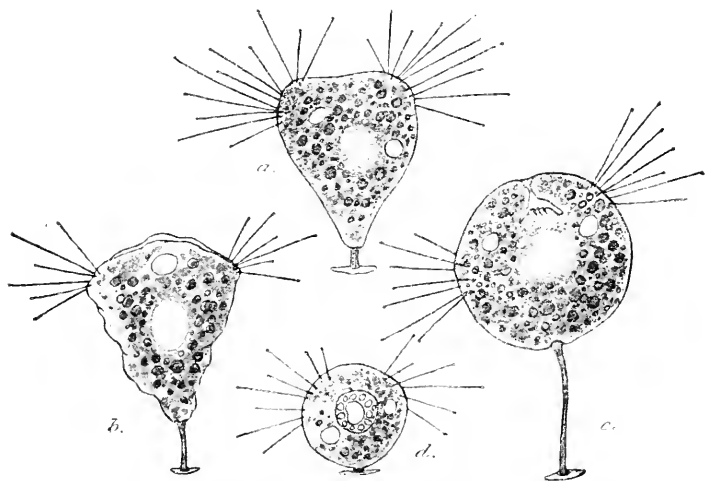


FIG. 1. — *Tokophrya infusionum* (Stein)  $\times 325$ , *a*, *b*, *c*, les 3 types de la culture originelle ; *d*, forme sphérique à style réduit, noyau déjà morbide, à corps central columneux (*in vivo*).

aux conditions spéciales de la vie libre, à la surface d'une pellicule. Quoi qu'il en soit, et pour éviter toute erreur, *ce fut exclusivement avec des exemplaires du premier type* (fig. *a*) *que j'entrepris mes expériences.*

Des lambeaux de pellicule contenant les Acinètes furent prélevés sur couvre-objet, et (après vérification très soigneuse), placés dans des verres de montre d'eau filtrée, avec une nourriture abondante de *Stylonychia histrio*, auxquels se joignirent dans la suite quelques *Lionotus* (fig. 1, Pl. X) et des *Chilodon dentatus*. L'eau fut ensuite renouvelée chaque jour et la nourriture ajoutée, dès que le besoin s'en faisait sentir.



Pendant le cours des 2 premiers mois (15 Avril au 15 Juin 1909), le seul changement notable fut la disparition très progressive du pédoncule dans les nouvelles générations. L'organe se raccourcit de plus en plus, surtout chez les exemplaires de surface qui dominaient comme nombre ; un peu plus tard, la plaque basale subsistait seule, puis n'était même plus sécrétée, tandis qu'on n'observait au pôle inférieur qu'une dépression légère, à peine perceptible, reste de la ventouse embryonnaire. Enfin, ce pôle lui-même s'arrondit, marquant ainsi la naissance d'une variété nouvelle, complètement *astyle*. (fig. 3, Pl. X.) Le pédoncule ne reparut pas une seule fois, à partir de ce moment jusqu'à la fin de la culture.

Plus tard, la symétrie primitive s'atténuant (sans doute par suite de la non-fixation), l'orientation cessa d'être nettement définissable chez beaucoup d'exemplaires. La forme même du corps s'altérait grièvement, et l'animal perdait ainsi autant de caractères que l'on eût pu croire à bon droit génériques ou spécifiques. Tantôt, par une sorte de croissance surabondante, qui résultait sans aucun doute de la nutrition trop intense, un faisceau de tentacules se développait au pôle basal contrairement à toutes les lois de la morphologie (fig. 4 Pl. X) ; tantôt le corps prenait une forme tri ou quadrilobée (fig. 1 et 2, Pl. I), avec un faisceau de suçoirs à chaque lobe, selon le type déjà représenté par STEIN (1851, fig. 8 et 1854, fig. 28, Pl. IV). Si l'on trouvait dans la nature ces individus aberrants et qu'on veuille les classer d'après leur seule morphologie, sans connaître leur origine, on les rapporterait bien certainement à une espèce nouvelle du genre *Trichophrya*, ainsi que l'avait du reste déjà proposé BÜTSCHLI (1889, p. 1912). D'autres exemplaires sont complètement sphériques, avec tentacules très nombreux, implantés sur toute la surface, laissant parfois reconnaître la trace plus ou moins nette des 2 faisceaux primaires (fig. 5, Pl. X). N'était leur mode de reproduction par embryon interne, on les confondrait volontiers avec les exemplaires non fixés de diverses *Podophrya*, ou avec des *Sphærophrya*, dont ils ont

tous les caractères. STEIN les a vus d'ailleurs également pédunculés (1851, fig. 10 et 1854, fig. 32, Pl. IV).

Une autre transformation curieuse, n'atteignant pas tous les individus, mais seulement certains d'entre eux, consiste dans une métamorphose du noyau qui, de sphérique ou ovulaire qu'il était au début, s'allonge en un fuseau à pôles aigus et ordonne ses granules chromatiques en files unisériées selon son grand axe, celles-ci se trouvent séparées par autant de travées de substance achromatique, émanées de la membrane. Nous reviendrons sur cette structure à propos d'une autre forme (*T. quadripartita*), où sa présence a donné lieu à des interprétations diverses; constatons seulement, pour l'instant, que c'est là une *structure de repos* et sans rapport aucun avec la division (fig. 1, 3, 6, 9 et 12, Pl. X).

Vers la fin du mois de Juin, c'est-à-dire après 3 mois de culture environ, cette période de croissance intensive prit fin, et l'on vit succéder une dépression très manifeste; l'espèce revint pour ainsi dire à sa symétrie primitive, les tentacules s'étant de nouveau localisés à l'un des pôles, parfois en 2 faisceaux distincts (fig. 10, Pl. X), tandis que le pôle opposé, arrondi ou étiré comme la queue d'une poire, redevenait pôle basilaire. L'infusoire sécrétait en même temps un muco-abondant, limité à l'intérieur par une sorte de membrane plus dense fortement réfringente (fig. 7 à 11 et 13 à 14, Pl. X), tandis que la surface externe, irrégulièrement mamelonnée et à terminaison obtuse, fixait l'être au substratum par sa viscosité.

C'est là ce que BUCK appelle à tort un « stade *Acincta* », puisque (comme il le reconnaît lui-même), il n'y a pas trace de pédoncule et que d'autre part, la coque glutineuse ou *pseudokyste*, sécrétée à ce stade, n'est nullement comparable avec une loge pelliculaire. Ce n'est pas davantage un enkystement vrai, bien que j'aie vu parfois l'Acinétien rétracter ses tentacules et disparaître tout entier à l'intérieur de la gelée (fig. 9, Pl. X). Le corps s'arrondissait ensuite en une sphère parfaite, par

rétraction du pôle basal ; tandis que le jeu des vacuoles, de plus en plus ralenti, cessait bientôt complètement. Mais quelque effort que j'aie tenté pour obtenir le développement ultérieur de ces formes, par transport en milieu neuf, avec ou sans période de dessèchement interposée, l'évolution s'est toujours terminée par la mort naturelle.

J'ai souvent obtenu l'enkystement normal, au stade libre sphérique (stade « *sphaerophryoïde* ») sur des individus conservés entre lame et lamelle, ou dans une goutte en chambre humide, avec évaporation lente. La membrane est mince et lisse, partout d'égale épaisseur (fig. 6. Pl. I) et commence à se former avant même que les tentacules ne soient en entier rétractés (fig. 12, Pl. X).

Quoi qu'il en soit, le développement du pseudokyste en une enveloppe continue, isolant le corps entier, ne s'accomplit que rarement. Sur la plupart des exemplaires, la coque gélatineuse demeure ouverte par en haut, laissant libre le pôle apical avec les tentacules. Pendant un certain temps, l'aspect semble normal et la nutrition continue, bien qu'à ce moment, comme l'a remarqué BUCK, on ne trouve plus dans la culture aucune formation d'embryon, ni aucune trace d'un autre mode reproducteur. Ces individus stériles de la dernière génération s'éteindront lentement, par pure *nécrose physiologique*, sans qu'on puisse invoquer d'autre cause à leur disparition que la déchéance de la race.

BUCK établit pour cette dernière période une durée d'environ 4 semaines, ce qui concorde à peu de chose près avec mes observations. Fait assez remarquable, les exemplaires à coque, d'abord très clairsemés, puis de plus en plus nombreux, apparurent *vers la même date* (derniers jours du mois de Juin), à la fois dans la macération mère et dans les cultures filles, en verres de montre, qui en avaient été tirées à des époques diverses, ainsi que dans 2 ou 3 grands vases avec feuilles de salade, où l'espèce fut introduite en compagnie de divers Ciliés et se multiplia en abondance. On ne saurait donc attribuer la pro-

duction du phénomène aux conditions spéciales déterminées par tel ou tel mode de culture.

Le mode de dégénérescence du macronucléus, non signalé par BUCK, est très intéressant à suivre et s'observe avec une égale facilité sur les individus vivants et dans les préparations colorées. On voit d'abord paraître, vers le centre du noyau, (fig. 7 et 12, Pl. X), une enclave volumineuse, assez souvent vacuolaire, qui simule un nucléole sans en avoir les réactions. C'est une *zone de chromatolyse* qui s'étend progressivement vers la périphérie, en englobant les microsomes, (fig. 8 et 11, Pl. X) de sorte que le noyau se trouve bientôt réduit à sa membrane et en même temps distendu par un suc homogène qui retient fortement les teintures nucléaires et précipite en bloc sous l'action des réactifs, sans laisser percevoir aucune trace de structure. Ce ballon chromatique (fig. 13 et 14, Pl. X) finit par atteindre un volume énorme, au sein du corps cytoplasmique amaigri par inanition et ne formant plus autour de lui qu'une très mince couche enveloppante. On distingue parfois encore à son côté (fig. 14) le micronucléus qui ne paraît pas très modifié, sinon peut être un peu gonflé et à coloration diffuse. Quand le noyau avait passé, antérieurement au phénomène de la chromatolyse, par le stade fusiforme à structure cloisonnée qui a été décrit plus haut, on constatait pendant longtemps la trace de ces cloisons sous forme de plissements méridiens, orientés généralement selon le grand axe du corps et simulant les quartiers d'une orange ou d'un citron (fig. 10, Pl. I). Ceci me fait penser, avec d'autres observations qui trouveront place ensuite, que cette structure était déjà l'annonce de la nécrose, sans en être pour autant le prélude inévitable.

A diverses reprises, des essais d'affamement furent tentés, avec ou sans changement de la température, soit sur quelques exemplaires isolés en goutte pendante, soit sur des verres de montre entiers, dans l'espoir d'obtenir des phases de la conjugaison. Mais ces essais n'aboutirent point, et, comme dans la culture de BUCK, pas un seul couple ne se montra.

*B. Tokophrya quadripartita* (Cl. et L.)

J'ai constaté une fois chez *Tokophrya quadripartita* (individu d'assez grande taille, fixé sur un *Cyclops sp.*, dans une des nombreuses préparations de l'Institut de Zoologie de Munich), une hypertrophie prononcée du macronucléus qui présentait le même aspect que sur la figure 14 (Pl. X) de *T. infusionum*, sauf que la structure granuleuse était parfaitement conservée, sans trace de chromatolyse. Pour tout le reste, l'exemplaire était normal et entouré d'autres normaux.

Dans l'espoir d'obtenir l'explication de ce phénomène [que j'avais du reste également rencontré parfois chez *Metacinetella mystacina* (Ehrenberg) avec des caractères peu différents], je résolus d'entreprendre, à la première occasion favorable, la culture de cette espèce. Les résultats ne furent point ceux que j'avais compté obtenir, sans doute parce que l'expérience dut cesser après un temps trop court ; mais ils renferment néanmoins quelques faits intéressants qu'il importe de signaler.

Je parvins à trouver d'emblée un très grand nombre d'individus sur les Vorticelliens coloniaux (*Epistylis* et *Opercularia* diverses) qui couvraient les pattes ou le corps de Dytiques et d'Hydrophiles (des larves comme des adultes) au marais de Frontignan, près Cette. Une partie du matériel fut examinée de suite, puis fixée et colorée ; toutes les structures étaient normales. Du reste, il fut fait 2 lots : l'un mis en culture d'affaement et sacrifié après 8 jours, sans qu'un seul couple s'y soit produit ; l'autre soumis au régime de l'alimentation intense, dans une culture très riche en *Glaucoma* et en *Colpidium*, et engraisé pendant 8 jours.

Les exemplaires du premier lot montraient les caractères ordinaires des individus amaigris : forme plus grêle, taille réduite et cytoplasme clair, relativement peu abondant par rapport au volume du noyau. Mais, de plus, ce dernier se distinguait à première vue de celui des exemplaires normaux par l'accroissement

considérable des dimensions moyennes des granules de chromatine. C'est là un résultat du phénomène d'inanition, assez spécial à cette espèce et remarqué déjà par FILIPJEV (1910) au cours de l'étude très soignée qu'il consacre à ce Suceur. Il est regrettable seulement que l'auteur emploie à tort, pour désigner ces granules *chromatiques*, le terme de « *macrosomes* » (GREENWOOD, 1896) lequel a toujours désigné uniquement des *nucléoles* à réaction acidophile (FAURÉ-FRÉMIET 1909, 1910, etc...). Quelles que soient leurs dimensions, les granules du noyau de *T. quadripartita*, du moins d'après mon expérience, sont toujours et uniquement formés de chromatine, homologues par conséquent avec des « *microsomes* », les véritables nucléoles étant rares ou absents dans le noyau de cette espèce (1).

À côté des noyaux sphériques, de beaucoup dominants, il s'en trouvait d'autres elliptiques, allongés en fuseau, et cloisonnés dans toute leur longueur par des travées achromatiques allant d'un pôle à l'autre, ordonnant les granules chromatiques en rangées parallèles d'ordinaire unisériées (fig. 15 à 17, Pl. X). Sur les coupes transversales du noyau fusiforme (fig. 18, Pl. X), on se rend compte aisément que ces cloisons sont en contact intime avec la membrane nucléaire qu'elles semblent prolonger à partir de sa face interne, sans atteindre jamais le centre du noyau. Elles se colorent très faiblement par l'hématoxyline ferrique, mais se teintent en rose vif soit par le triacide d'EHR- LICH, soit par la méthode de MOREL et DALOUS au krésylblau — fuschine — orange, tandis que les microsomes chromatiques sont en bleu ou en vert. Ceux-ci sont en général massifs et fort compacts, parfois cependant vacuolaires au centre et de forme irrégulière (fig. 15, par exemple), comme s'ils étaient déjà en voie d'involution.

Ce sont là, sans doute, les « *mitoses* » entrevues par SAND (1896, et 1901 Pl. VI fig. 6), précisément chez cette espèce,

(1) Quant au très volumineux « *macrosome* » indiqué par FILIPJEV, au centre d'un noyau sur sa figure 8, Planche VIII, il ne me paraît pas autre chose qu'une *zone de chromatolyse* à extension centrifuge, comme celles dont j'ai parlé plus haut chez *T. infusionum*.

et généralisées ensuite par lui, à la suite d'observations tout à fait insuffisantes (voir les fig. de sa Pl. XXIV), comme s'appliquant au noyau de tous les Acinètes.

FILIPJEV (1910 p. 137), reconnaît l'erreur de SAND, mais il se trompe certainement aussi en voulant expliquer le passage du noyau par un *stade fusiforme* (incomplètement connu par lui au point de vue structural, car il n'a dans aucun cas, aperçu les cloisons : voir ses fig. 9 et 29, Pl. VIII), comme une évolution « habituelle » du noyau de l'embryon pour prendre la forme adulte (1). Il s'agit là bien certainement [comme le prouvent les résultats très comparables déjà décrits plus haut pour *T. infusionum*], non pas d'un stade normal, mais d'une figure pathologique.

Dans la plupart des cas, les 2 pôles du fuseau sont semblables et sa symétrie est celle d'un ellipsoïde régulier (fig. 15) ; mais parfois l'une de ses extrémités s'étire en pointe aiguë, l'autre demeurant plus ou moins arrondie (fig. 16) ; ou encore le fuseau s'étrangle et s'étire en bissac par sa partie moyenne (fig. 17), jusqu'à séparation complète. Dans ces différents cas, le micronucléus reste toujours unique, à un stade de repos parfait. Il en est de même aussi sur la [figure 19, où cet organe est logé dans une échancrure antérieure du noyau principal, lequel, visiblement hypertrophique malgré l'alignement peu net des granules chromatiques (sauf en bas, où les travées persistent) s'est allongé en un ruban asymétrique, vaguement pisciforme, à travers la longueur presque entière du corps de l'Infusoire.

Les exemplaires du lot suralimenté, outre leur taille considérable (leur volume était en moyenne triple ou quadruple de celui des exemplaires de l'autre lot), se distinguaient par leur cytoplasme opaque, abondant par rapport à la masse du noyau, et souvent bourré à tel point de granules de « tinctine » que la

(1) : « Obgleich ich dies bei erwachsenen Infusorien nicht direkt beobachtet habe, so veranlasst mich das Vorhandensein von solchen Kernfiguren bei ihnen doch zu der Voraussetzung, dass diese Vorgänge den gewöhnlichen Verlauf für die Wiederherstellung der normalen Kerngestalt aus der ranlen nach der Teilung darstellen » (FILIPJEV, 1910, p. 137).

recherche précise du micronucléus y devenait presque impossible. Chose étrange, les granules de chromatine, d'ailleurs beaucoup plus fins (moins de  $1\ \mu$  en général, au lieu de  $2\ \mu$ . 5 à  $4\ \mu$ ), se montraient alignés en séries parallèles très régulières, donnant au macronucléus un aspect fibreux fort net (fig. II *a* à *f*). Dans aucun cas, je n'ai pu mettre en évidence de cloisons achromatiques semblables à celles des noyaux

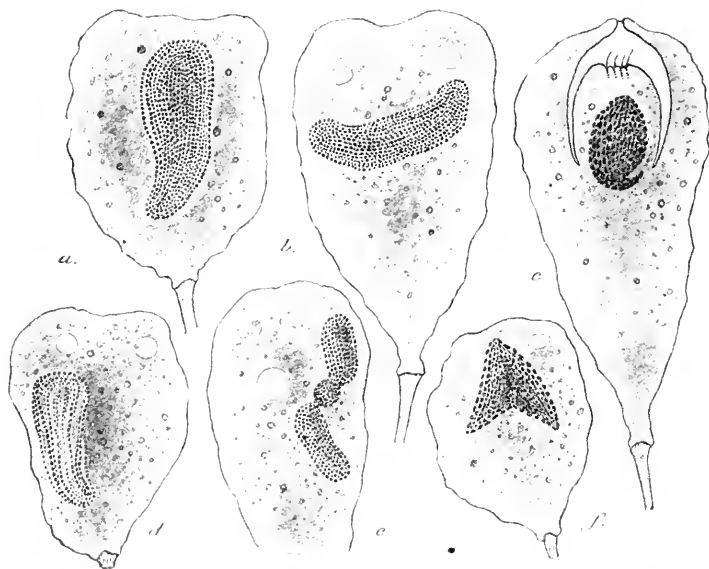


FIG. II. — *Tokophrya quadripartita* (Cl. et L.)  $\times 450$ . Individus hypertrophiques, d'une culture suralimentée; *a* à *f*, anomalies diverses dans la forme, la structure et la position du noyau (Tentacules non représentés).

fusiformes des exemplaires du premier lot ; je n'en crois pas moins que cette modification structurale qui simule (comme la précédente) un état cinétique, est en rapport intime avec un stade de dépression dû à l'intensité, notablement exagérée, des échanges alimentaires.

Les preuves à cet égard sont nombreuses et frappantes : D'une part, en effet, chez la moitié au moins des exemplaires (p. ex. fig. II *d*), la chromatine semble diffuser en dehors des microsomes et se dissoudre par endroits dans le suc nucléaire,



donnant naissance à des plages allongées de substance pâle et très peu colorable, déjà remarquées par FILIPJEV (1910, p. 124 et fig. 9 *a*, Pl. VIII), mais interprétées par lui d'une manière incorrecte. Bien que ne les rencontrant que sur *certaines* exemplaires de ses préparations (ceux-là précisément qui étaient, selon moi, déjà en dépresssion), il n'hésite pas un instant à les considérer, sans doute, sous l'influence des idées théoriques soutenues autrefois par son maître SCHEWIAKOFF (1893), comme étant des vestiges de l'appareil achromatique finement alvéolaire que comporte la structure « primitive » et « normale » (?) du noyau des Infusoires ; tandis qu'il s'agit simplement du début d'un processus de régression à forme de chromatolyse. D'autre part, le noyau est très souvent dévié hors de sa position habituelle au centre du cytoplasme et orienté dans un sens transversal ou oblique (fig. II *b*) ou déjeté latéralement (fig. II *d, e*), comme s'il y avait dans l'animal des troubles profonds d'équilibre. (Nous retrouvons ce phénomène dans l'un des exemples suivants.) La forme devient aussi parfois irrégulière, en boudin plus ou moins étranglé par places (fig. II *e*), voire même en *fuseau tripolaire* (fig. II *f*) avec orientation correspondante de tous les microsomes.

Malheureusement la culture ne put être suivie jusqu'au bout, une absence prolongée ayant nécessité sa fixation en bloc. Beaucoup d'exemplaires déjà dégénéraient par fragmentation du noyau et rétractaient leurs tentacules, tandis que d'autres disparaissaient par suite d'anomalies dans le phénomène du bourgeonnement. Tel celui représenté par la figure II, *c*, où le noyau (malgré un semblant d'amitose qu'attestent sa structure fibreuse et l'étirement en queue de poire de sa face postérieure) passera dans le corps de l'embryon sans s'être divisé, comme dans la « transformation totale ». La seule différence réelle entre le cas présent et ce dernier phénomène (que j'ai revu assez souvent dans mes cultures, après KEPPEL et FILIPJEV, est qu'une masse considérable de cyto-

plasme demeure ici sans emploi, après le départ de la jeune larve. Sous ce rapport, le processus apparaît comme très nettement pathologique.

*C. Tokophrya cyclopum* (Cl. et L.)

J'ai plusieurs fois cultivé cette espèce sur son hôte naturel, *Cyclops quadricornis*, ou sur d'autres Cyclopides. Il suffit de déposer ces Copépodes d'eau douce dans une macération constamment riche en Infusoires et comme ils se maintiennent d'eux-mêmes à la surface, dans la couche la mieux aérée, la plus peuplée aussi, ils offrent à la multiplication des Acinètes des conditions très favorables. Ils en portent bientôt (au bout de 15 jours environ, quand la culture réussit bien), un revête-

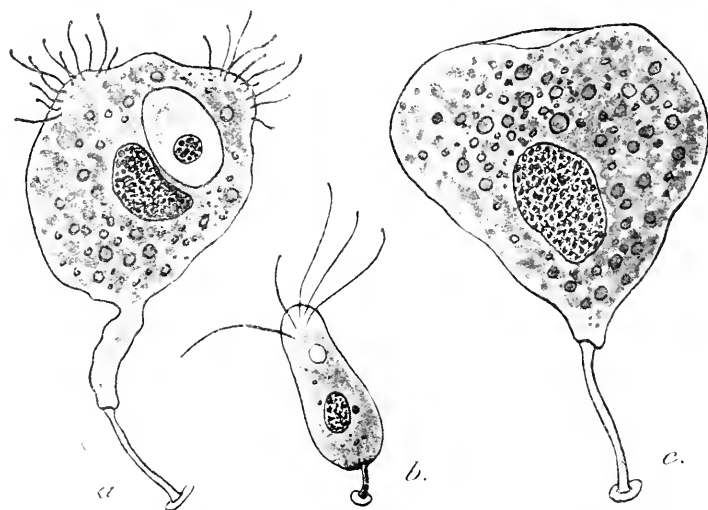


FIG. III. — *Tokophrya cyclopum* (Cl. et L.)  $\times 650$ . *a* et *c*, exemplaires hypertrophiques, *b*, exemplaire atrophique à 1 naissance de tentacules.

ment complet, soit plusieurs centaines au total, tandis qu'on ne rencontre d'ordinaire, dans les conditions naturelles, que des exemplaires isolés, par 3 ou 4 au plus, fixés sur le thorax, les antennes ou la furca.

J'ai pu me procurer, par ce moyen, des couples en abondance, car en transportant simplement les *Cyclops* en eau pure, pour affamer leurs Acinètes, ceux-ci se mettent presque toujours

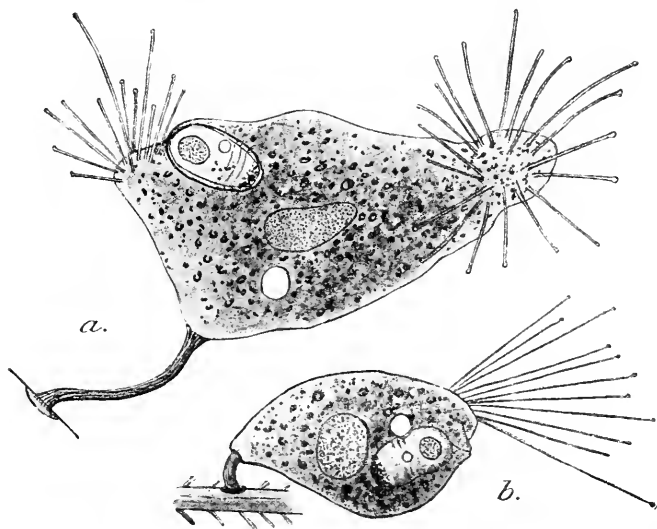


FIG. III bis. — *Tokophrya cyclopum* (Cl. et L.)  $\times 830$ . *a* et *b*, 2 exemples d'anomalies rencontrés dans la nature.

en conjugaison, dès le premier ou le deuxième jour, dans la proportion d'environ 75 à 80 %.

Je n'observai, par contre, que très peu d'anomalies, sauf quelques-unes relatives à la conjugaison elle-même et dont je parlerai plus tard. Certains grands exemplaires à facies hypertrophique, mais d'un type en somme peu différent de celui des individus normaux, furent rencontrés, çà et là, à l'état sporadique (surtout à la face ventrale des *Cyclops*), en compagnie d'autres individus d'aspect au contraire atrophique, au corps presque cylindrique avec un seul faisceau de suçoirs apical ou latéral (fig. III *a*, *b*, *c*). Ces diverses malformations se rencontrent d'ailleurs aussi, quoique beaucoup plus rares : (fig. III bis, *a*, *b*) dans les peuplements naturels.

Des exemplaires détachés de leurs pédoncules, par suite des mouvements trop brusques de leur hôte (surtout lorsqu'on

isole celui-ci en verre de montre), m'ont paru pouvoir continuer à vivre indéfiniment, sans que je sache (faute d'en avoir tenté l'essai), s'ils peuvent ou non donner naissance à une *race astyle* véritable, à caractères héréditaires, ainsi que nous le verrons dans la suite, à propos d'autres formes. En tout cas, par la faim, ces formes libres qui flottent à la façon des Acinètes du genre *Sphaerophrya*, finissent par s'abriter dans un kyste sphérique, à paroi lisse, que l'on distinguerait seulement avec peine de celui décrit plus haut chez *T. infusionum*.

Je me propose de reprendre bientôt cette série d'expériences [dont le but était surtout l'obtention des conjugués], en les dirigeant, cette fois, du côté des transformations anormales, qu'on obtiendrait probablement ici avec autant de facilité que chez toute autre espèce du genre.

#### *D. Discophrya elongata* (Cl. et L.) (1)

Je rencontrai cet intéressant Acinète au début de Janvier 1909, dans les bassins des serres du Jardin botanique de Munich, grâce à l'obligeance de M. le Professeur Gœbel que je suis heureux d'en remercier. Les exemplaires de cette station, tous fixés sur les coquilles des multiples *Lymnæa auricularia* Linné, qui rampaient sur les plantes aquatiques, étaient de taille assez petite (fig. IV *a* à *e*) et montraient un noyau sphérique ou ovoïde, très rarement irrégulier. La face apicale était toujours pourvue d'un faisceau de 15 à 20 suçoirs, dont les prolongements internes, faciles à mettre en évidence, convergeaient vers une plaque de soutien en forme de lentille plan-convexe, à face plane inférieure. On observait aussi deux faisceaux latéraux, à mi-hauteur du corps, mais qui pouvaient

(1) J'ai repris comme nom de genre le terme de *Discophrya* (LACHMANN 1859), déjà adopté par SAND (1901, p. 243), pour une partie du genre *Tokophrya* (BÜTSCHLI, 1889), à titre subgénérique. Ce même nom de *Discophrya* fut également donné par STEIN à une date postérieure (en 1860), pour un infusoire astome parasite des Planaires : (*D. planariarum* (VON SIEBOLD, 1845) et, en ce sens, doit disparaître. Je propose de le remplacer par *Sieboldiellina*, n. g.

manquer sur les exemplaires non adultes. (fig. IV, *a* et *b*). La longueur du style variait de  $1/3$  à 2 fois  $1/2$  le plus grand axe de l'animal. Le micronucléus était partout très net, et au proche voisinage du noyau principal.

La culture fut commencée le 20 Janvier 1909, en partant de 4 coquilles de *Lymnée* placées en verre de montre, après

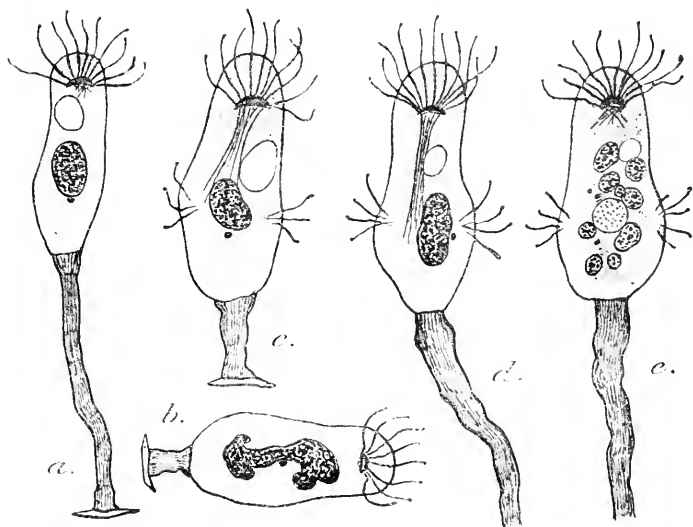


FIG. IV. — *Discophrya elongata* (Cl. et L.)  $\times 500$ . Exemplaires de la station d'origine (Jardin botanique de Munich, 20 janvier 1909), *a*, *c* et *d*, exemplaires normaux d'âges divers; *b*, seul cas d'anomalie nucléaire rencontré; *c*, individu ex-conjugué avec fragments du noyau ancien et macronucléus jeune au centre.

extraction préalable de l'animal inclus; les Acinètes qui les couvraient étaient alimentés au moyen d'une culture pure de *Colpidium colpoda* (1).

Pendant la première semaine, l'état fut peu satisfaisant, sans doute à cause du transport en un milieu stagnant d'Infusoires habitués jusque là à un support mobile, et surtout de l'envahissement des coquilles par d'innombrables bactéries formant

(1) La première partie de ces expériences eut lieu pendant un séjour de deux mois que je fis en Janvier et Février 1909, au laboratoire du Professeur R. HERTWIG à Munich, auquel je tiens à adresser ici l'expression de ma plus vive reconnaissance, ainsi qu'à MM. les D<sup>rs</sup> R. GOLDSCHMIDT et M. POPOFF, tant pour leur très aimable accueil que pour l'intérêt et les encouragements constants dont ils ont entouré mes recherches.

d'épaisses zooglées. Visiblement souffrants, malgré le changement d'eau quotidien, les animalcules rétractaient à demi leurs suçoirs, et, se détachant de leur pédoncule, *tombaient au fond des verres de montre*. C'est aux dépens de ces individus que, vers le dixième jour environ (les coquilles ayant été retirées et, avec elles, la majeure partie des bactéries), il se fit tout à coup une multiplication intense. Mais, chose étrange, les embryons qui provenaient de ces exemplaires non fixés *ne développèrent jamais ni style ni plaque basale* au cours de leur métamorphose ; leur sécrétion polaire, toujours peu abondante, était expulsée lentement sous forme d'un globule clair, ayant l'aspect d'un mucilage et ne tardant pas à s'isoler du corps de l'Infusoire.

Sur plusieurs milliers d'individus provenant de cette première culture (que je nommerai *Culture z*), ou des nombreuses cultures filles qui en furent dérivées, c'est à peine si 2 ou 3 (par ex. fig. v b, fig. vi. f), montraient, comme souvenir du style de leur ancêtre, un bourrelet cuticulaire au pôle basal. Ce dernier cependant restait reconnaissable dans la plupart des cas, par sa forme tronquée, souvent même déprimée, avec des stries ou côtes radiales saillantes, comme à la base de certains fruits, et aussi (généralement) par l'absence de tentacules. Voir cependant une exception dans la figure vi c (dessinée *in vivo*).

Par suite de ce processus nettement dégénératif, se trouvait donc constituée une variété nouvelle, pourvue de caractères spéciaux *héréditairement transmissibles*, et incapable (même dans les meilleures conditions d'ambiance) de faire retour au type normal. Cette perpétuité à travers les générations successives, d'un caractère acquis, constitue un cas fort distinct de celui des Paramécies monstrueuses obtenues par MAC CLENDON (1909) où il y a simplement, comme le remarque PROWAZEK (1910, p. 169) « *conservation* » d'une excroissance, après chaque division fissipare, par celui des 2 rejetons qui reçoit en partage la portion anormale du corps du vieil individu.

La race artificielle « *astyle* », ainsi créée, après s'être main-

tenue quelque temps sans changement (8 jours au maximum),

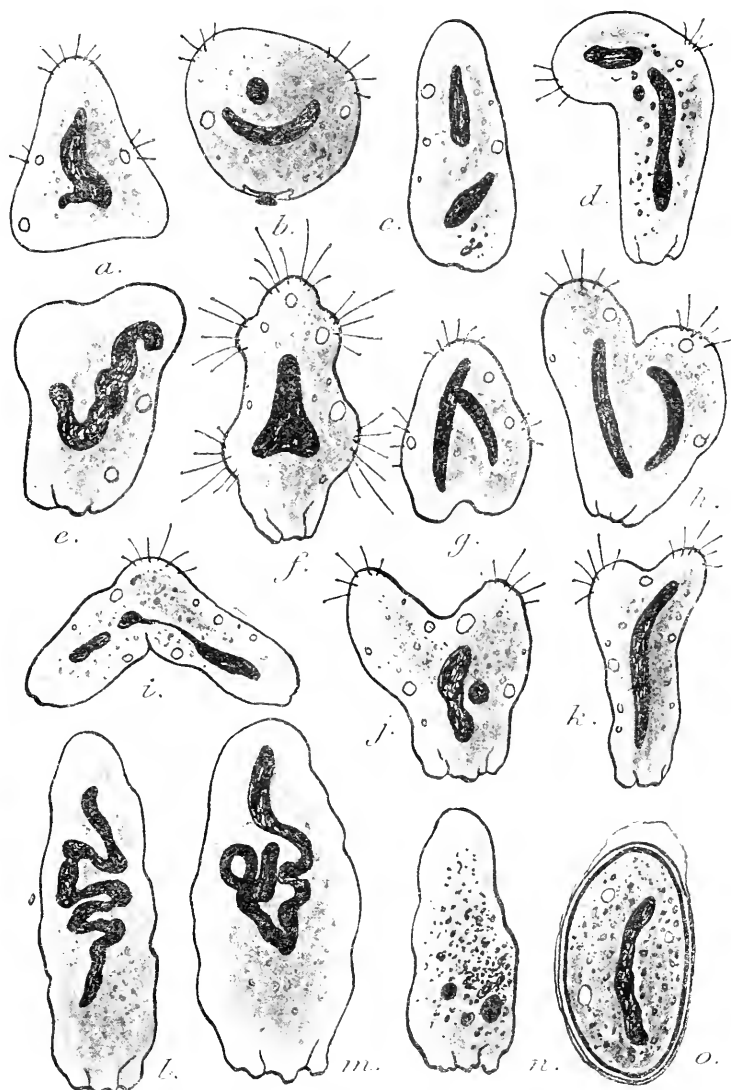


FIG. 5. — *Discophrya elongata* (Cl. et L.)  $\times 270$ . Race artificielle astyle de la culture z (février 1909) ; a à j, malformations diverses ; l, m, n, dégénérescence du noyau chez les exemplaires en nécrose ; o, enkystement.

devint bientôt le siège d'une variabilité déréglée qui se mani-

feita surtout par la *croissance hypertrophique*. Chez beaucoup d'exemplaires, la forme du corps s'élargit en triangle équilatéral ou scalène (fig. v *a* et *c*), ou devient globoïde (fig. v *b*,) avec 2 faisceaux de suçoirs latéraux, ou bien encore subit une torsion asymétrique avec ploiement du plus grand axe (fig. v *d*). Dans un grand nombre d'autres cas, il y a tendance plus ou moins nette à la bifidité avec dédoublement soit du pôle apical (fig. v *e*, *h*, *j*, *k*.) soit de l'extrémité basale (fig. v *g*, *i*, et fig. vi *b*, *d*, *g*).

Un fait particulier mérite, à mon avis, de retenir un instant l'attention : chez les individus où ce partage des moitiés droite et gauche est le plus prononcé (par ex. fig. vi *b* et *g*) on croirait presque qu'on assiste à la reconstitution, de part et d'autre, du plan de symétrie primitif, de 2 exemplaires normaux à 3 faisceaux de tentacules. De là à supposer que ces stades à facies de « *monstres doubles* » représentent le début d'une multiplication atypique par scission verticale, semblable à celle des *Vorticellidae*, il n'y aurait qu'un pas (1).

La forme et la position des noyaux, soit étirés transversalement (fig. vi *b*), soit même en voie d'étranglement (fig. v *i* et fig. vi *g*), ou déjà partagés (fig. v *g*, *h*), pourrait servir très facilement à justifier cette hypothèse. Cependant, dans aucun cas (voir plus loin, p. 450) ainsi qu'il sera démontré dans la suite, le clivage protoplasmique n'a paru progresser jusqu'à rupture complète. Peut-être s'agit-il en effet d'une division, mais d'une *division abortive*.

Il arrive également (et c'est même de beaucoup l'alternative la plus fréquente, dans ces cultures très bien nourries) que le corps protoplasmique continue à s'accroître en atteignant des dimensions de beaucoup supérieures à celles des plus grands exemplaires normaux, avec multiplication concomitante des faisceaux de suçoirs et des vacuoles contractiles. Le noyau en

(1) Ce mode n'est point connu chez les Acinétiens, sinon par une observation fort douteuse de G. ENTZ (1879) sur *Acinetu tuberosa* Ehrh. (Voir également sur ce point l'opinion de BÜTSCHLI, 1889, p. 1891).



même temps devient lobé, fragmenté ou rameux (fig. v f.

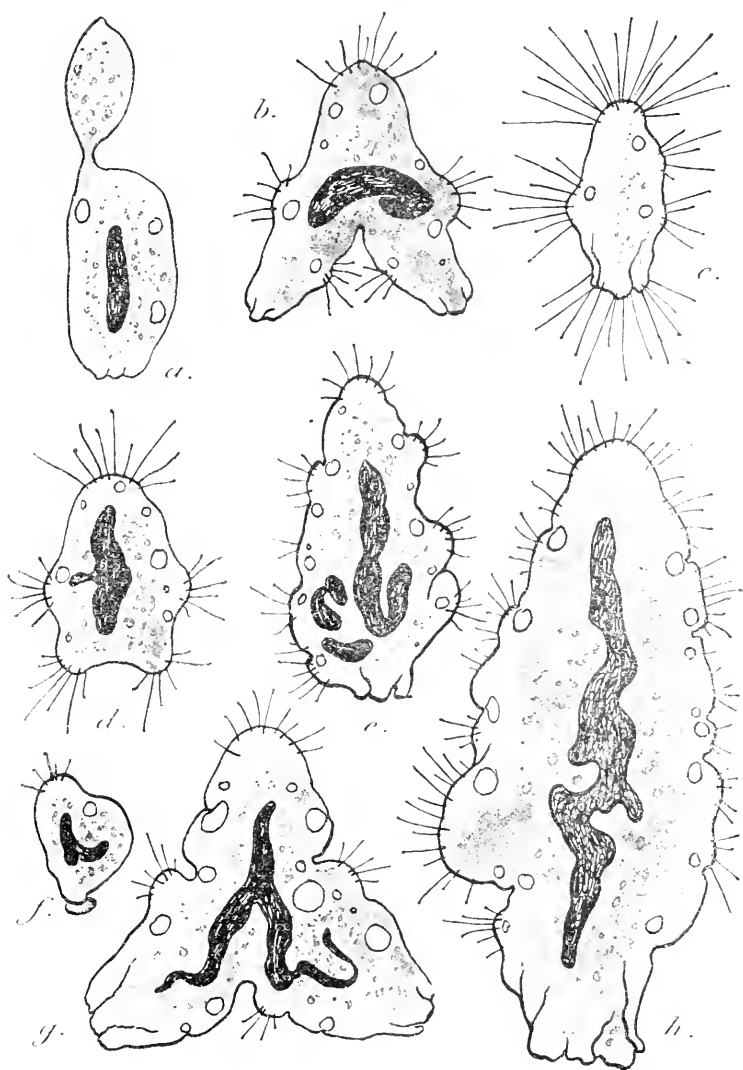


FIG. VI. — *Discophrya elongata* (Cl. et L.)  $\times 270$ . Exemplaires astyles de la culture  $\alpha$  (février 1909) a à h, formes diverses à croissance hypertrophique.

et fig. VI d, e, h) ; l'animal est alors complètement transformé dans sa morphologie et rien n'y rappelle plus (sinon l'orienta-

tion apico-basilaire assez bien conservée) les caractères fondamentaux du type original.

Sur ces entrefaites cependant (30 Février 1909), mon séjour à Munich prenait fin, et la culture  $\alpha$  qui, à diverses reprises, avait déjà montré des traces de dépression, supporta assez mal le voyage. Des absences répétées m'empêchèrent dans la suite d'y donner tous les soins nécessaires et, après s'être prolongée d'une manière peu active pendant 2 mois encore, elle finit par disparaître (fin d'Avril 1909.)

Depuis longtemps, même aux périodes de plus grande prospérité et de multiplication intense, beaucoup d'individus mouraient dans la culture, *entourés d'autres vivants et absolument sains*, ce qui exclut toute hypothèse d'un empoisonnement lent par suite des conditions défectueuses du milieu ambiant. Ces exemplaires qui semblaient bien mourir de leur *mort naturelle*, par épuisement physiologique (peut-être même à la suite d'un fonctionnement trop intensif), rétractaient peu à peu leurs suçoirs et cessaient de s'alimenter. Leur macronucléus, ou bien se fragmentait dès le début (fig. v c), ou s'étirait en un très long ruban dépassant de beaucoup la longueur du plus grand axe, contourné puis pelotonné vers l'une des extrémités du corps de l'Infusoire (fig. v l, m) ; sur la fin il s'émiettait progressivement en débris de plus en plus ténus (fig. v n) et l'animal finissait par un stade entièrement « *chromidial* », tout comme les *Actinosphaerium* obtenus par R. HERTWIG (1902).

Au cours de cette même culture, j'observai l'enkystement sur divers exemplaires que j'avais mis au jeûne, soit à la température même du laboratoire, soit à l'étuve à 25°, dans l'espoir d'obtenir des couples conjugués ; ce à quoi je ne pus parvenir, malgré des tentatives réitérées. Les kystes de la race astyle (il s'agit uniquement d'exemplaires sub-normaux, à part l'absence de pédoncule), sont de forme ovoïde comme le corps lui-même et clos de toutes parts (fig. v o) ; ils ne montrent aucune trace de ce bourrelet basal, formant comme un

*goulot* traversé par le style chez les individus qui sont pourvus de cet organe (comparer avec le kyste ancien d'un exemplaire pédonculé : fig. XVIII *a*). Mais ils possèdent, par contre, un revêtement muqueux très adhésif qui fait saillie à l'un des pôles, comme une sorte de coiffe (fig. V *o*) et qui les fixe au substratum.

En même temps que la culture *z*, j'avais apporté de Munich d'autres *Discophrya elongata*, fixées sur des Lymnées vivantes et conservées ainsi en aquarium avec une alimentation très modérée, donc dans des conditions aussi conformes que possible à celles du milieu d'origine. De cette façon, la race s'était maintenue sans variations sensibles pendant près de 3 mois, formant comme un lot témoin à opposer aux exemplaires déjà mis en expérience. C'est aux dépens de ces individus neufs que, vers le 10 Avril (alors que la culture *z* avait à peu près entièrement disparu), j'installai dans les mêmes conditions d'alimentation très intense et d'immobilité (c'est-à-dire sur coquilles vidées), une deuxième série d'expériences ou culture *β*.

Contrairement à la précédente, elle fut d'emblée très prospère (sans doute grâce à l'absence presque totale d'invasion bactérienne), mais ne fournit pendant longtemps que des individus normaux, absolument conformes au type, n'était leur taille beaucoup plus forte. La seule irrégularité que j'aie pu constater, portait sur les contours du macronucléus devenu rubané d'une façon générale, de plus coudé, bifide ou fragmenté chez pas mal d'individus. (Comparer la fig. VII *a* à *e*, avec la fig. IV, p. 441). Je crois qu'il existait également parfois 2 à 4 micronucléi, sans doute issus par division du micronucléus primitif unique (fig. VII *a* et *e*).

Cet état se maintint sans changement notable pendant les 3 premiers mois ; mais au début de Juillet, je m'aperçus à l'examen quotidien des cultures qu'un certain nombre d'embryons (au lieu de se fixer au fond du verre de montre, comme faisaient leurs devanciers, ou sur la coquille de Lymnée), avaient subi leur métamorphose dans la couche supérieure du liquide, prenant appui sur sa face libre. Ils étaient établis là

dans une position renversée, leur plaque basale les tenant suspendus comme eût fait un flotteur. J'assistai dans la suite à la réduction progressive du style, au cours des générations, tout comme si cet organe, désormais inutile, tendait à disparaître ; la plaque basale au contraire prenait des dimensions vraiment exceptionnelles, jusqu'à atteindre ou dépasser la largeur même du corps.

Une race nouvelle était ainsi formée, étroitement adaptée à la vie libre en pellicule, mode de vie que l'espèce ne mène probablement jamais dans les conditions naturelles. La figure VIII (*a* et *b*) en montre 2 exemplaires typiques sur lesquels on pourra par ailleurs remarquer la structure fine des tentacules

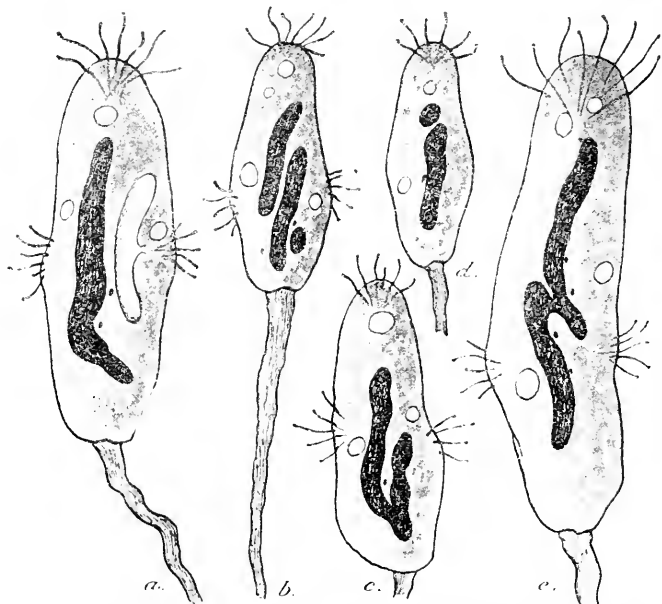


FIG. VII. — *Discophrya elongata* (Cl. et L.)  $\times 400$ . Grands exemplaires pédonculés de la première période de la culture  $\beta$  (17 mai 1903); *a* à *c*, malformations nucléaires diverses.

et la résolution en un paquet de tonofibrilles du plateau qui soutient leurs prolongements internes.

Cette race flottante fut isolée par transvasement d'un lambeau de pellicule dans un verre de montre neuf et ce fut

la culture ♂. Après quelques indices très clairsemés de croissance hypertrophique (par exemple, dédoublement du pôle apical et du faisceau correspondant de suçoirs sur la fig. VIII b),

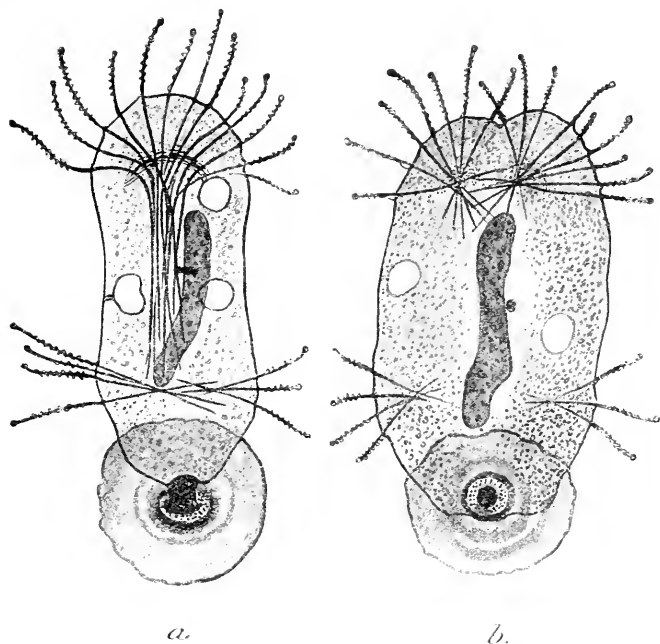


FIG. VIII. — *Discophrya elongata* (Cl. et L.)  $\times 650$ . Race culturale flottante à large plaque basale et style réduit (20 juillet 1909, culture ♂), a, exemplaire normal; b, exemplaire hypertrophique à pôle apical dédoublé (prolongements tentaculaires et paquets de tonofibrilles).

le nombre des exemplaires de surface se mit à diminuer rapidement. Presque tous tombaient au fond, ayant perdu leur pédoncule et ainsi reparaisait, dans le courant du mois d'Août, c'est-à-dire après plus de 4 mois d'attente, cette même race dégénérative *astyle*, obtenue à Munich. Presque vers le même moment (du 15 au 25 Août), elle se montrait aussi dans la culture ♂, d'abord éparsse, puis abondante.

J'en profitai pour la multiplier dans des cultures spéciales, car, ici également, les exemplaires astyles donnaient toujours naissance à des rejetons eux-mêmes astyles et souvent monstrueux (fig. IX a à c).

J'en profitai aussi pour étendre et compléter mes premières observations sur la croissance hypertrophique. J'isolai en particulier, soit dans un verre de montre, soit même en goutte pendante, s'il s'agissait d'exemplaires trop petits, tous les individus montrant quelque tendance à cette bifidité dans le sens du grand axe, dont j'ai déjà parlé plus haut. Tous les résultats obtenus ont confirmé mes prévisions.

La figure x (*a*, *b*, *c*) montre l'évolution, pendant une période

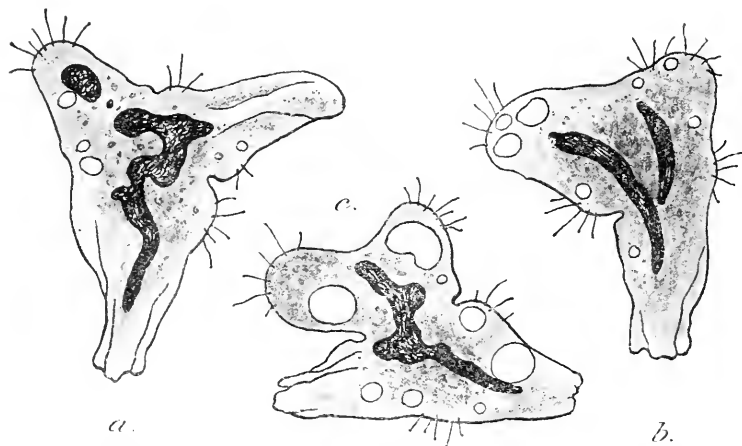


FIG. IX. — *Discophrya elongata* (Cl. et L.)  $\times 270$ , *a*, *b*, *c*, 3 exemplaires de la race astyle (culture  $\gamma$ ) de forme très anormale; dédoublement du pôle basal (*a*), du pôle apical (*b*) ou des 2 à la fois (*c*).

de 2 semaines environ, d'un exemplaire qui présentait un étranglement transversal très marqué et fut dès lors dessiné chaque jour à la chambre claire. L'étranglement s'atténua progressivement, jusqu'à devenir méconnaissable. Dans ce cas particulier, la croissance resta minime. Elle fut beaucoup plus forte chez un autre individu, dessiné au dessous (fig. x *a'*, *b'*, *c'*), où l'on voit également de quelle façon se produit un pôle basal bifide, par développement d'une sorte de tumeur latérale qui se différencie peu à peu, jusqu'à devenir équivalente à la base primitive. Au dernier stade représenté (fig. x *c'*), le pôle apical à son tour se dédouble; l'animal devint dans la suite fort grand et irrégulièrement lobé, sans que jamais la division du corps

protoplasmique parût s'accroître. Après 20 jours d'isolement,

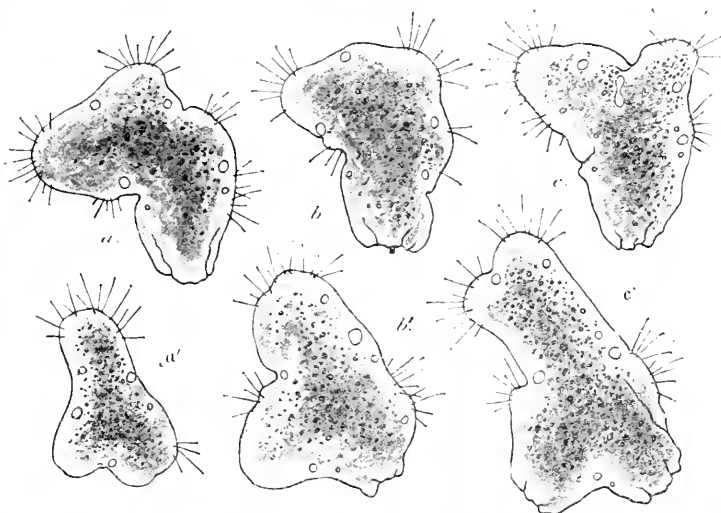


FIG. X. — *Discophrya elongata* (Cl. et L.)  $\times 225$ . a, b, c, stades successifs d'un isolé de la culture  $\beta$  (du 7 au 21 novembre 1909) ; a', b', c', stades successifs d'un autre (même culture) du 7 au 12 novembre 1909.

il fut fixé et coloré, et montrait un macronucléus indivis

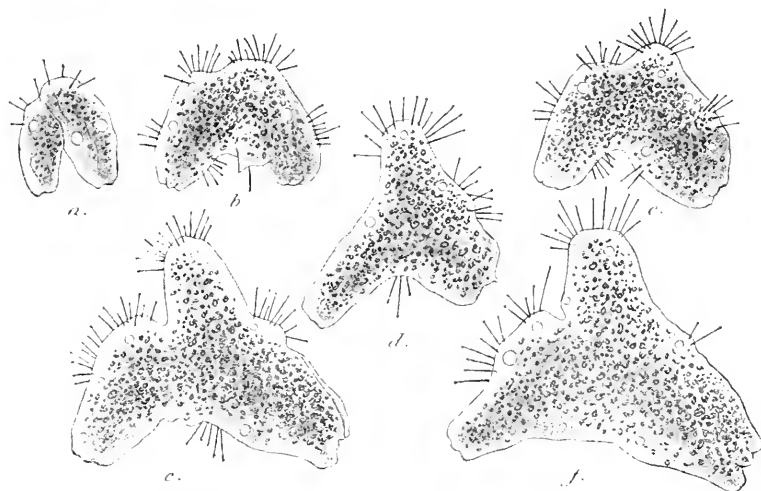


FIG. XI. — *Discophrya elongata* (Cl. et L.)  $\times 225$ . Stades successifs d'un isolé de la culture  $\beta$ . ; a, b, c, les 18, 19 et 20 novembre 1909 ; d, e, f, les 22, 23, 24 novembre 1909.

et rameux, comme les grands exemplaires de la culture  $\alpha$ .

Plus curieuse encore est l'histoire d'un petit exemplaire à pôle basal incisé très profondément (fig. XI *a*) et qui semblait, mieux qu'aucun autre, promettre une fissiparité prochaine, à moins qu'il ne résultât (hypothèse que je ne saurais tout à fait éliminer) de la fusion déjà commencée de 2 individus auparavant distincts. Quoiqu'il en soit, en l'espace de 6 jours (fig. XI *a* à *f*), l'animalcule avait environ quintuplé son volume et changé sa forme entièrement. Il mourut quelques jours

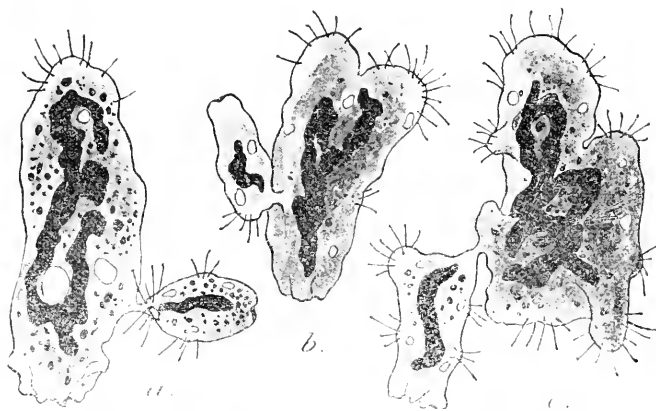


FIG. XII. — *Discophrya elongata* (CL. et L.)  $\times 270$ , *a*, *b*, *c*; 3 exemplaires hypertrophiés et à noyau rameux, pourvus chacun d'un embryon non libéré (développement *in situ*).

plus tard, à la suite d'un accident ; le sillon de séparation était encore plus régressé.

J'avais déjà remarqué, dans la culture  $\alpha$ , quelques rares individus qui portaient latéralement un autre exemplaire plus petit, comme si ce dernier fût né par bourgeonnement externe, mode de reproduction tout à fait atypique pour une *Discophrya* et encore inconnu chez ce genre d'Acinètes. J'en rencontrai cette fois de très nombreux exemples et je résolus d'élucider jusque dans le détail la manière dont se passait ce phénomène énigmatique. Je remarquai d'abord que le « bourgeon » susdit, implanté latéralement sur le corps du parent, avait en général son grand axe orienté à  $90^\circ$  par rapport au grand axe de l'individu mère (fig. XII *a*), bien qu'il fût assez souvent dévié de cette



position, soit vers le haut (fig. XII *b*), soit vers le bas (fig. XII *c*). Je remarquai, d'autre part, qu'il appartenait toujours au gros individu par un point situé au voisinage immédiat de son pôle apical, ou bien un peu latéralement par rapport à ce dernier, le pôle basilaire du bourgeon (toujours reconnaissable aisément à sa ventouse), se trouvant ainsi, d'une manière très constante, le plus éloigné du parent.

Je cherchai pendant plusieurs jours à pénétrer les phases

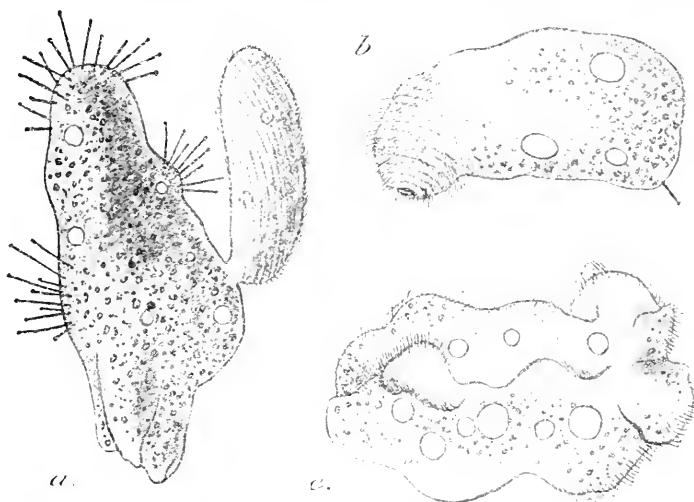


FIG. XIII. — *Discophrya elongata* (Cl. et L.). — *a*, individu hypertrophique astyle de la culture  $\bar{\zeta}$  et embryon non libéré (sa libération eut lieu 10 minutes après, environ)  $\times 250$ ,  
*b* et *c* 2 embryons monstrueux issus de la même culture (20 novembre 1909)  $\times 500$

du processus (tant sur les animaux vivants que sur préparations fixées), sans réussir à trouver aucun stade qui pût être interprété comme stade de formation ; mais, en une fois, un hasard heureux rendit la question fort nette : J'aperçus un embryon sortant tout à coup du parent par un orifice latéral (car le col d'invagination présente toujours cette position chez *D. elongata*), et, bien que battant des cils d'une façon très vigoureuse, il ne parvenait pas à rompre l'isthme protoplasmique étroit qui le retenait encore. Il ne put se libérer qu'environ dix minutes après.

Instruit par cet exemple, je pus observer à loisir dans la suite, d'autres embryons qui ne se libéraient plus du tout et, après un temps variable d'efforts infructueux, perdaient leur revêtement ciliaire pour évoluer sur place en adultes. L'embryon sort toujours dans la position même où il nage (fig. XIII *a*), c'est-à-dire avec son pôle basal (pôle stylaire de l'adulte) dirigé en avant, tandis que le point qui le rattache à l'organisme maternel est au pôle opposé. La place et l'orientation

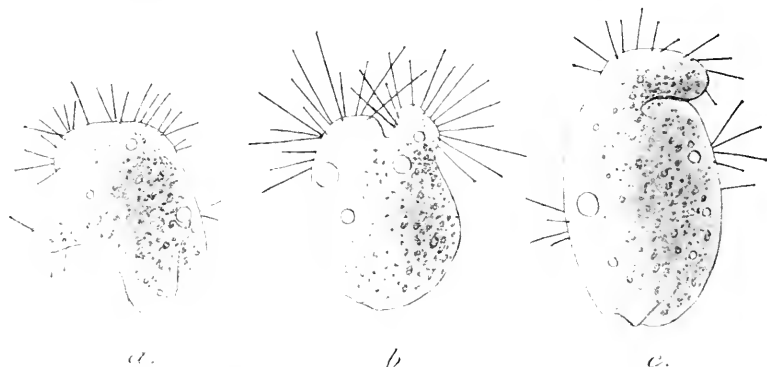


FIG. XIV. — *Discophaps elongata* (Cl. et L.)  $\times 250$ . Race astyle de la culture  $\beta$  (24 novembre 1909), *a*, *b*, *c*, 3 exemplaires monstrueux issus d'embryons anormaux.

constante des pseudo-bourgeons externes se trouvaient par là même entièrement expliquées.

Quant au prolongement tout à fait anucléé, porté par un individu de la culture  $\alpha$  (fig. VI *a*, p. 445), sa situation apicale et son orientation dans le même axe que l'individu principal indique sans aucun doute qu'il s'agit d'une simple excroissance, sans valeur morphologique, et non d'un embryon développé *in situ*.

J'observai, d'autre part, également parmi les exemplaires astyles issus des cultures  $\beta$  et  $\gamma$ , un autre mode d'altération des phénomènes reproducteurs, à savoir la présence très fréquente d'embryons monstrueux. Tantôt leur axe était plus ou moins incurvé de l'arrière à l'avant (fig. XIII *b*) avec avortement partiel des rangs de cils, surtout ceux de la région postérieure; tantôt leur forme se montrait tellement irrégulière que l'on

n'y retrouvait plus aucune trace de la symétrie primitive (fig. XIII c). En se transformant, ces embryons difformes donnaient d'emblée naissance à des adultes monstrueux (fig. XIV a, b, c).

J'eus l'occasion de remarquer, une fois, sur un jeune exemplaire subnormal à 3 faisceaux de tentacules, d'ailleurs fort inégaux (fig. XV a), un phénomène extrêmement rare dans les cultures astyles, comme je l'ai indiqué déjà (p. 442): la réapparition du pédoncule sous forme très régressée. L'organe était réduit à une sorte de socle d'aspect plissé (probablement homologue à une *plaque basale* abortive), surmonté d'un court tube hyalin

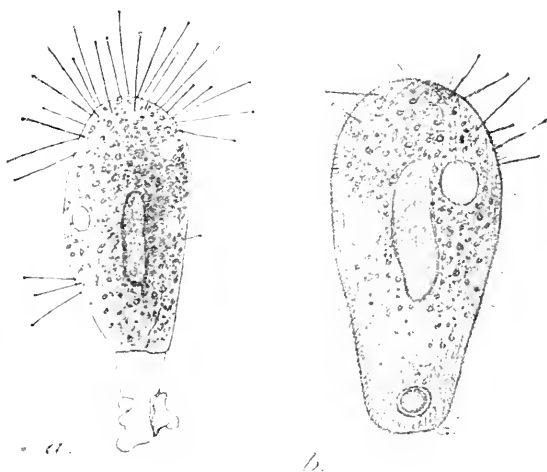


FIG. XV. — *Discophrya elongata* (Cl. et L.) a, exemplaire à style abortif (sans faisceau strié) de la cult. 5 ( $\times 300$ ); b, embryon cilié et déjà tentaculé (même culture;  $\times 600$ ).

et à paroi très mince, représentant la *guîne* (ou pellicule pédonculaire), sans qu'on pût déceler aucune trace de tigelles squelettiques.

A signaler encore l'apparition anormalement précoce des suçoirs sur quelques embryons ciliés, libérés déjà du parent, mais non encore fixés (fig. XV b). L'embryon atypique de la figure XIII b porte également un tentacule à la partie ventrale de son pôle postérieur.

C'est au cours de cette même période (Septembre-Octobre 1909) que je parvins à obtenir les exemplaires hypertrophiques les plus volumineux, simplement en choisissant au sein des diverses cultures tous les individus déjà remarquables par leur taille et qui semblaient promettre encore une croissance

vigoureuse. Ils étaient alors isolés, solitaires ou par groupes, dans autant de verres de montre, et nourris au maximum. L'eau était changée fréquemment (2 ou 3 fois par jour) à seule fin d'éviter toute intoxication par la décomposition des débris de proies inachevées qui s'accumulaient incessamment autour du corps des Acinètes. Tous les jours ou tous les 2 jours, leur contour était relevé à l'aide de la chambre claire, afin de pouvoir ensuite évaluer exactement leur vitesse de croissance.

Le 4 Septembre 1909, je détournai 5 exemplaires astyles mesurant en moyenne  $130 \times 300 \mu$ , c'est-à-dire ayant déjà environ 10 fois le volume des plus grands exemplaires normaux qu'on rencontre dans la nature. Chacun d'eux était pourvu d'un embryon tentaculé, non libéré, qui se sépara dans la suite et fut éliminé. Aucune autre reproduction ne se manifesta pendant toute la durée de l'expérience. Leur forme devint de plus en plus massive et, le 9 du même mois (soit donc 5 jours après), 3 exemplaires sur 5 avaient environ *décuplé* leur volume initial ; le 12, ils atteignaient  $400 \times 500 \mu$ , et comme ils présentaient déjà quelques signes de nécrose et réagissaient mal contre l'attaque des bactéries, ils furent fixés et colorés. Les deux autres, dont la croissance avait été un peu plus lente, s'éteignirent quelques jours plus tard, de leur mort naturelle. Ils mesuraient alors (17 Septembre 1909) à peu près la même taille :  $390 \times 500 \mu$ , pour l'un et  $400 \times 470 \mu$  pour l'autre, ce qui fait environ 20 fois leur volume initial et *200 fois le volume d'un très grand exemplaire normal*. (1)

(1) Le simple calcul suivant donne une idée très nette de ces diverses proportions :

Si nous désignons respectivement par  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ , les dimensions d'un très grand exemplaire normal, celles des individus géants au début de leur mise en culture et enfin leur taille maximale au moment où survint la nécrose, nous aurons :

$$\alpha = 50 \times 40 \times 200 \mu.$$

$$\beta = 130 \times 110 \times 300 \mu.$$

$$\gamma = 400 \times 400 \times 500 \mu.$$

D'où, pour le volume de chacun des ellipsoïdes (en ne tenant pas compte des inégalités de surface qu'on ne saurait préciser et en employant la formule  $V = 4/3 \pi abc$  où  $a$ ,  $b$ , et  $c$  représentent respectivement la moitié des 3 axes de l'ellipsoïde)

$$\text{Volume } \alpha = 4,1888 \times 25 \times 20 \times 100 = 209,440 \mu^3.$$

$$\text{Volume } \beta = 4,1888 \times 65 \times 55 \times 150 = 2,247,444 \mu^3.$$

$$\text{Volume } \gamma = 4,1888 \times 200 \times 200 = 41,888,000 \mu^3.$$

Donc Vol.  $\gamma = 20$  vol.  $\beta = 200$  vol.  $\alpha$ , d'une manière approximative.

Un grand nombre de ces individus géants, élevés séparément, furent examinés, fixés et colorés à tous les différents stades de leur évolution, dont la durée ne dépassa dans aucun cas 15 jours. Le début est marqué simplement par l'accroissement exagéré des dimensions du corps, tandis qu'augmente en même temps le nombre des faisceaux tentaculaires et des vacuoles contractiles (fig. XVI).

Le style s'accroît en proportion si l'exemplaire en possède un (fig. XVIII *a* et fig. XX *a*, *b*, *c*, p. 461) et j'en ai obtenu parfois qui mesuraient 450  $\mu$ , alors que, dans la nature, il ne dépasse guère 50  $\mu$ .

Le noyau que nous avons déjà vu, chez tous les exemplaires hypertrophiques,

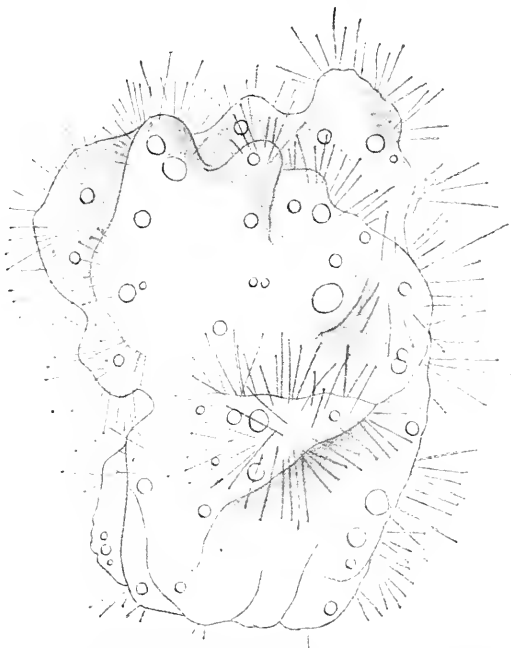


FIG. XVI. — *Discophrya elongata* (Cl. et L.)  $\times$  330. Grand exemplaire hypertrophique de la culture  $\bar{\sigma}$  (25 octobre 1909).

perdre sa régularité primitive (comparer avec la fig. I *a* p. 441) devient ici rameux, très souvent fragmenté en partie (fig. XVII *a* et *b* et XVIII *a* et *b*.) et finalement revêt cet aspect buissonneux si caractéristique du macronucléus des diverses *Ephelota*. (Voir fig. XIX, p. 460.) Sous cet aspect l'animalcule est totalement méconnaissable et métamorphosé à tel point qu'il ne présente plus un seul caractère générique ou spécifique permettant de l'identifier avec le type dont il provient. Si des formes semblables se rencontraient dans la nature (leur viabilité d'ailleurs

me semble assez douteuse, à cause du manque de fixation), on les classerait sans aucun doute comme espèces remarquables et nouvelles du genre *Trichophryx*. Leur obtention en culture pure et par des procédés d'isolement qui excluent toute chance d'erreur, est la seule raison qui permette de préciser leur origine.

Cet accroissement ne dure qu'un temps ; et, à partir d'une taille variable dont j'ai déjà fixé plus haut la limite maximale, l'Acinétien commence à rétracter ses tentacules et dégénère visiblement. Il s'alimente de moins en moins, tandis que son cytoplasme se creuse d'énormes vacuoles et, peu à peu, s'opacifie ; au dernier stade de la nécrose, le corps entier paraît brunâtre en lumière transmise, d'une manière uniforme et

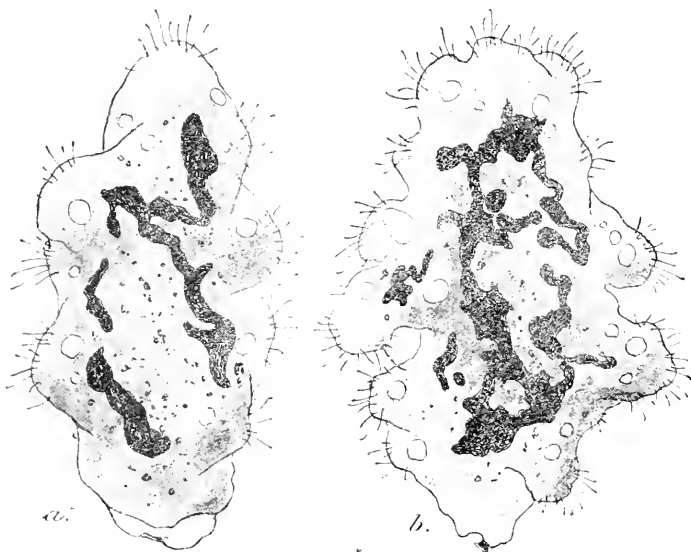


FIG. XVII. — *Discophryx elongata* (Cl. et L.)  $\times 180$ , *a* et *b*, 2 exemplaires hypertrophiques à noyau ramifié et déjà fragmenté (Culture  $\beta$ , 20 octobre 1909).

d'un blanc mat en lumière réfléchi. Comme dans les exemplaires de la culture  $\alpha$ , le macronucléus se fragmente et s'émiette (voir fig. XX *a*, *b*, *c*) ; le cytoplasme est en même temps très colorable, par suite de la présence de chromatine dissoute,

l'animal à ce stade subissant, pour ainsi dire, une *autodigestion*. Dans aucun cas, je n'ai pu suivre la trace du micronucléus, ni savoir s'il reste unique, se multiplie par division ou

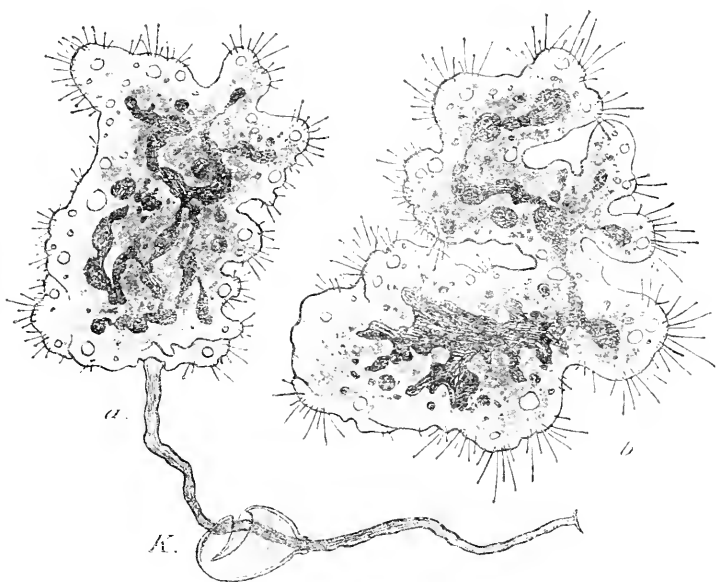


FIG. XVIII. — *Discophrya elongata* (Cl. et L.)  $\times 150$ , *a* et *b* individus hypertrophiques de la culture  $\bar{\zeta}$  (4 novembre 1909) l'un à long pédoncule portant un ancien kyste (K), l'autre astyle, à corps rameux, rappelant *Denirosonia*.

encore dégénère ; ces diverses alternatives ont été rencontrées au cours des périodes de dépression, chez les Infusoires eiliés (MAUPAS, 1888 ; WOODRUFF, 1905 ; POPOFF, 1907 et 1909 ; RESCH, 1909.)

Vers le milieu du mois d'Octobre 1909, les exemplaires hypertrophiques se firent de plus en plus rares au sein des cultures mères ( $\bar{\zeta}$  et  $\gamma$ ) : soit par une sorte d'autorégulation très progressive, soit plus simplement par ce fait que les exemplaires sub-normaux avaient seuls persisté (tous les autres étant morts sans laisser de descendance), il se fit comme un retour spontané à la forme ovoïde primitive, avec 3 faisceaux de suçoirs et des vacuoles contractiles peu nombreuses. L'épidémie de gigantisme était passée, partie comme elle était

venue, sans qu'on pût préciser ses déterminants immédiats, ni causer son retour. Tous les efforts qui furent tentés pour la ramener dans la suite, soit par alternance des périodes de jeûne avec la suralimentation intense, soit par intoxication bactérienne (pour renouveler les conditions de la culture  $\alpha$ ), soit par changements de la température, selon la méthode d'HERTWIG, POPOFF et PRANDTL, demeurèrent sans résultats.

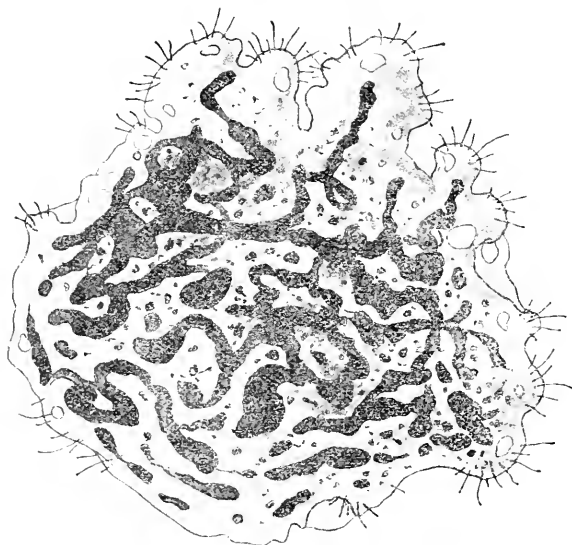


FIG. XIX. — *Discoplrya elongata* (Cl. et L.)  $\times 200$ . Exemple astyle hypertrophique fixé et coloré ce 12 novembre 1909, après 8 jours seulement de culture intensive, noyau entièrement ramifié.

L'expérience, ne promettant plus de résultats nouveaux, fut enfin abandonnée en Février 1910, c'est-à-dire environ 13 mois après son commencement.

En Septembre 1909, l'espèce avait été de nouveau rencontrée (sur *Lymnaea stagnalis* L.), dans un étang de la Côte-d'Or, mais avec un faciès un peu différent du type du Jardin botanique de Munich : le style était en général plus court, et les faisceaux de suçoirs fort souvent indistincts, à cause de la présence de tentacules intermédiaires.

Le 1<sup>er</sup> Octobre, de nombreux individus furent isolés par



raclage des coquilles, mis ensemble en verre de montre et fortement alimentés. Dès le 3 au matin, on pouvait voir sur le fond quelques exemplaires *astyles* provenant d'embryons non

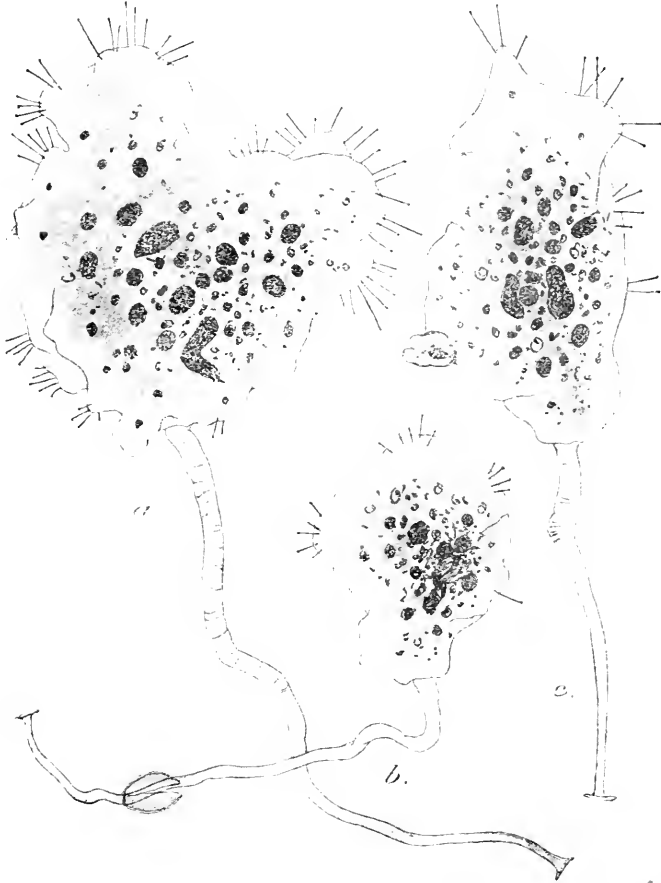


FIG. XX. — *Discophrya elongata* (Cl. et L.)  $\times 170$ , *a*, *b*, *c*, 3 exemplaires hypertrophiques de la culture 3, avec noyau très fragmenté et tentacules très peu nombreux (stade de régression avancée). Style de longueur considérable, jusqu'à  $450 \mu$  (7 décembre 1909) ; l'un des individus montre encore un kyste ancien (*b*) et l'autre un embryon non libéré (*c*).

fixés. Ceux-ci furent isolés et la race se conserva, tout comme la première fois, mais sans autres anomalies. Le 1<sup>er</sup> Novembre 1909, la culture fut détruite. Aucune cause extérieure apparente ne semble motiver ici la perte du pédoncule, survenue si rapide-

ment chez certains individus et aussitôt fixée comme *caractère héréditaire*. Il n'y eut certainement pas trace d'intoxication bactérienne dans cette dernière culture, maintenue toujours très propre, avec un soin particulier. (*Culture 2*).

La régression de l'appareil stylaire va du reste se retrouver sous forme plus atténuée, comme un des résultats directement consécutifs à la mise en culture, chez une autre espèce du même genre qui nous reste à étudier : *Discophrya Steinii*.

*E. Discophrya Steinii* (Cl. et L.)

Ce bel Acinétiën, remarquable par sa grande taille, ainsi

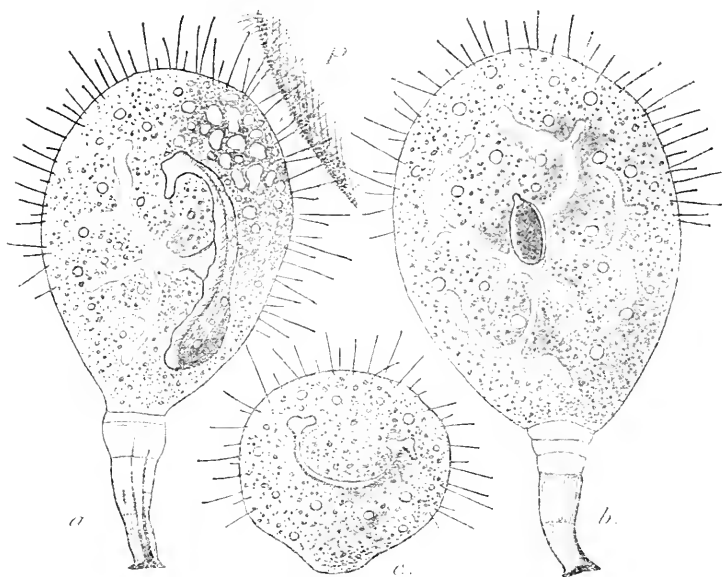


FIG. XXI. — *Discophrya Steinii* (Cl. et L.)  $\times 170$ . 3 exemplaires de culture. (20 octobre 1902.)  
Le premier suçant une Paramecie (P.) dont le fond seul est représenté; d'où côté droit vacuolaire; en b, reste d'une cavité embryonnaire; c, exemplaire astyle.

que par la forme de son corps en ellipsoïde très aplati, avec la base tronquée, me semble atteindre au maximum dans les conditions naturelles,  $250 \times 200 \mu$ . Il n'est pas rare sur *Dytiscus marginalis* L., surtout chez les femelles dont les

élytres sillonnées lui fournissent plus aisément un abri favorable.

Le 1<sup>er</sup> Octobre 1909, 2 élytres bien infestées furent placées en verre de montre et les Acinétiens qu'elles supportaient,

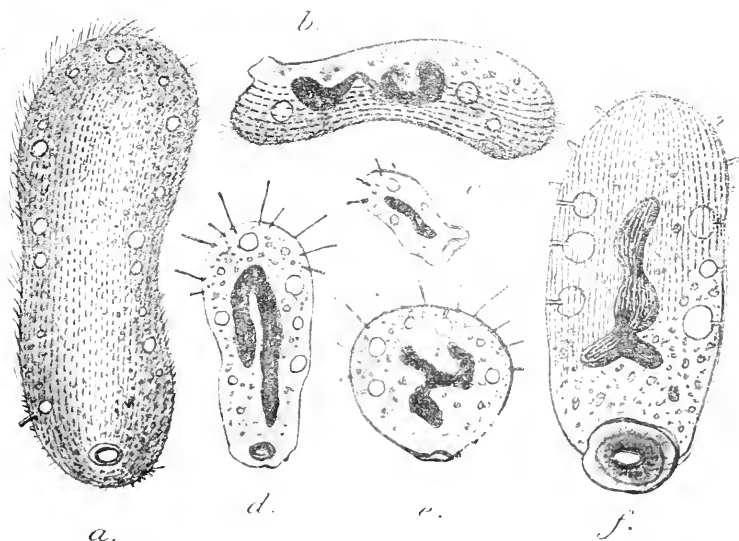


FIG. XXII. — *Discophrya Steinii* (Cl. e L.)  $\times 250$ . (sauf fig. f :  $\times 500$ ), *a* et *b* embryons ciliés à structure anormale (voir texte); *c*, *d*, *e*, *f* exemplaires récofixés, de tailles très différentes (*race astyle*).

nourris abondamment, soit au moyen de *Colpidium*, soit avec des Paramécies. Au bout d'une quinzaine de jours, non seulement le nombre des individus s'était de beaucoup accru, mais leurs dimensions moyennes étaient devenues bien supérieures : l'un d'eux mesurait déjà  $375 \mu$  de large  $\times 350 \mu$  de hauteur ; le 25 du même mois, le même marquait au micromètre  $390 \times 385 \mu$ , et un autre exemplaire voisin  $359 \times 405 \mu$ . Je ne sais si ces dimensions auraient pu être dépassées.

Outre l'augmentation de taille, un autre caractère de la race culturale fut, comme chez *D. elongata*, une tendance manifeste à l'atrophie du pédoncule. Il était très intéressant de suivre, à travers les générations successives, la déchéance graduelle de l'organe, déchéance se manifestant d'ailleurs de façons variées et à des degrés fort différents selon les individus.

Tantôt c'étaient des sortes de cavités ou lacunes tubulaires, creusées, çà et là, par endroits, dans la substance du pédicule, par manque de sécrétion des tigelles squelettiques. Ces lacunes semblaient remplies d'air, ou plus probablement d'un corps muqueux très réfringent (fig. XXI *a*, où elles sont indiquées en noir). Tantôt la croissance des tigelles s'effectuait régulièrement, puis subissait un arrêt brusque à un niveau donné

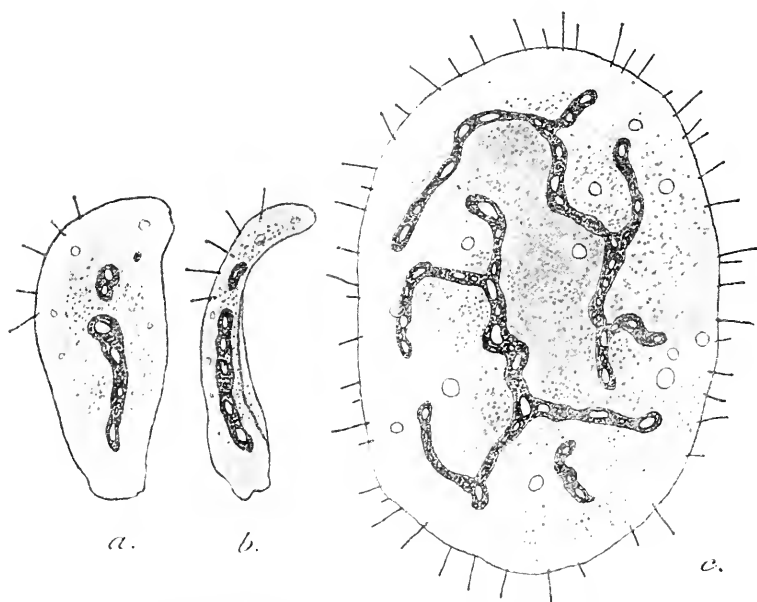


FIG. XXIII. — *Discophrya Steinii* (Cl. et L.)  $\times 250$ , *a* et *c*, 2 exemplaires astyles, l'un abortif et dissymétrique, l'autre à polarité disparue (2 décembre 1909).

(fig. XXI *b*) au delà duquel la gaine se continuait seule. Quant aux plissements transverses qui donnent à cette dernière, comme un aspect articulé (fig. XXI *a* et *b*), je n'y insiste pas ici, car ils existent également (moins développés en général) chez les individus normaux à style bien conformé.

Dans la suite, on vit paraître des exemplaires à style réduit, n'ayant plus que la plaque basale ou seulement la ventouse (fig. XXII *c*, *d*, *e*), voir même un pôle basal complètement arrondi, sans aucune trace de dépression (fig. XXI *c*). Il

convient par ailleurs d'attirer l'attention sur la taille extraordinairement variable des embryons dans la culture astyle ; c'est ainsi que tous les exemplaires de la figure XXIII (soit larves encore ciliées, soit exemplaires néofixés et non encore alimentés, donc ayant conservé leur volume primitif), ont été pris, côte à côte, dans un même verre de montre et dessinés tous en même temps, à un même grossissement.

Quant aux malformations du corps, persistant jusqu'à l'âge adulte, elles se montrèrent plutôt rares et je ne trouvai nulle part cette croissance hypertrophique irrégulière, si caractéristique de *D. elongata*. Dans l'espace de plusieurs mois, je ne réussis à observer que 2 cas d'anomalie méritant d'être notés : d'une part un petit exemplaire très imparfaitement développé (fig. XXIII a), avec l'une de

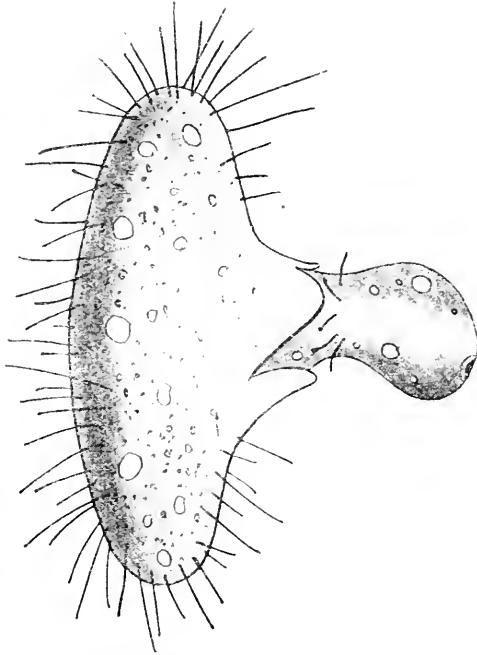


FIG. XXIV. — *Discophrya Steinitz* (Cl. et L.)  $\times 250$ . Exemplaire en vue polaire, émettant latéralement un embryon volumineux qui n'a pu se dégager (25 décembre 1909).

ses faces latérales sans un seul tentacule, et symétrique seulement suivant une surface courbe (voir le profil en *b*), qui tenait lieu du plan normal d'aplatissement ; d'autre part, un assez grand individu (fig. XXII c) en forme de disque elliptique, garni de tentacules sur toute sa circonférence, et ne présentant plus aucune trace appréciable de la symétrie hétéropolaire. Dans l'un et l'autre de ces 2 cas, le noyau était fragmenté, ce qui n'est pas ici très caractéristique des stades de dépression.

La sortie de l'embryon est aussi très souvent retardée chez les exemplaires de culture (qu'ils soient astyles ou non), comme nous l'avons constaté déjà chez *D. elongata*, (voir plus haut,



FIG. XXV. — *Discophria Steinii* (Cl. et L.)  $\times 175$ . Très grand exemplaire de culture ( $359 \times 405 \mu$  *in vivo*) et embryon non libéré, développé sur place avec style et tentacules.

p. 453). La jeune larve emporte même, dans certains cas, la trace durable de sa libération pénible, sous forme d'une excroissance obtuse située à la partie dorsale de son pôle postérieur et très semblable comme aspect au tubercule dur et corné qui occupe la même place chez les chenilles de Lépidoptères du

groupe des SPHINGIDÆ. Cette éminence (fig. XXII *b*) qui se résorbe dans la suite, indique exactement l'endroit où eut lieu l'étirement puis la rupture entre le corps du parent et celui de l'embryon, au cours de la libération. Il n'en doit exister, par contre, aucun vestige chez l'embryon normal.

Il est fréquent aussi que la libération n'ait pas lieu et que l'embryon se développe en entier sur le parent, fixé sur le point

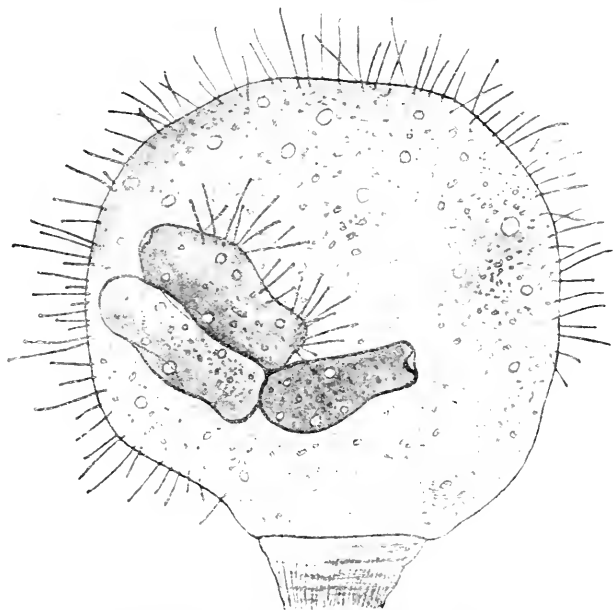


FIG. XXVI. — *Discophyta Steinii* (Cl. et L.)  $\times 180$ . Grand exemplaire de culture avec 3 embryons non libérés sortis successivement par le même orifice.

même par lequel il est sorti, soit environ vers le milieu de l'une des 2 faces larges. (fig. XXIV). Il peut alors développer son style et ses tentacules (fig. XXV) et occupe, par rapport au parent, tout à fait la même position que chez *D. elongata*. (Comparer avec la fig. XII, p. 452). Parfois, plusieurs embryons sont formés successivement et émis à très peu d'intervalle par le même orifice, auprès duquel on les retrouve (fig. XXVI), leur degré de développement respectif étant le seul témoin de leur différence d'âge.

FILIPJEV (1910, p. 135, *en note*) a vu même quelquefois, chez *Tokophrya quadripartita*, l'embryon se développer avec style et tentacules dans la cavité maternelle, fait déjà observé avant lui par CLAPARÈDE et LACHMANN (*Études* [2] fig. 10, Pl. III), précisément sur cette espèce.

En somme, si la série des transformations obtenues est ici beaucoup moins étendue et moins variée aussi que chez *Discophrya elongata*, nous ne savons pas encore avec exactitude dans quelle mesure il conviendrait d'y chercher l'expression d'un pouvoir moindre de variation et d'une fixité plus grande des caractères du type. Peut-être la durée des expériences a-t-elle été insuffisante ou simplement les circonstances peu favorables, malgré l'alimentation intensive qui sans doute est bien loin de suffire à elle seule ; (voir pour *D. elongata*, la très grande inconstance des résultats acquis dans les diverses cultures et selon les périodes, sans qu'il y ait à cela de causes bien évidentes).

La culture n'ayant pas donné, dans la suite, de phénomènes très différents de ceux qui ont été décrits, je cessai de m'en occuper vers le milieu d'Avril 1910, soit environ après 7 mois  $\frac{1}{2}$  d'entretien continu.

#### *F. Paracineta homari* (Sand) et *P. crenata* (Fraipont) (1)

Ces 2 formes communes d'Acinétiens marins ont été rencontrées en grand nombre, en peuplements à peu près purs, la première sur les poils de pattes des divers Crustacés (surtout de *Eupagurus cuanesis* Thompson) ; la deuxième sur des colonies d'Hydres (Perigonimus repens Wright) elles-mêmes

(1) Je désignerai sous le nom de *Paracineta* n. g. un petit groupe très homogène de formes étroitement parentes appartenant pour la plupart à la section première du g. *Acineta*, tel que le comprennent BÜTSCHLI (1889) et SAND (1901). Le nom d'*Acineta* (*sensu stricto*) sera par là même réservé à la première espèce décrite : *Acineta tuberosa* (EHRENBERG, 1838) et aux espèces les plus voisines.



localisées sur la sole ventrale et les soies d'une grosse Annélide polychète : *Aphrodite aculeata* Linné (1).

Malgré des efforts répétés, faits en variant les conditions, je n'ai pu réussir à conserver longtemps ces deux Acinètes en culture, ni à les faire multiplier. L'envahissement inévitable



FIG. XXVII. — *Paracincta homari* (Sand)  $\times 650$ , *a*, *b*, *c*, 3 stades du bourgeonnement demi-externe, *d* à *h*, formes diverses de la régression du noyau simulant certaines phases de mitose.

des bactéries, qui pullulent toujours dans les cultures marines avec une effrayante rapidité, semble l'obstacle principal, car durant les premiers jours au moins, les animaux s'alimentent

(1) Je dois à M. le Dr Calvet, sous-directeur de la station de Cette, la première indication de ce commensalisme (très constant pour notre région) entre l'Acinète et l'Hydraire et j'ai pu maintes fois le vérifier depuis. Les Aphrodites que la drague ou le chalut ramènent des fonds sablo-vaseux du littoral, supportent l'Hydraire hôte 10 à 20 fois sur 100 et, dans autant de cas, l'Acinétien est abondant.

bien. La putréfaction du substratum dont on ne peut guère les séparer (surtout pour la deuxième espèce), empire encore ces conditions et, malgré un changement d'eau fréquent (jusqu'à 3 et 4 fois par jour), les Tentaculifères dégénèrent en quantité plus ou moins grande ; ils rétractent alors, peu à peu, leurs suçoirs et finissent par disparaître.

L'intérêt de telles cultures est sans doute limité, puisque les stades qu'on y obtient peuvent être considérées comme n'étant rien autre chose que les étapes successives d'une nécrose lente, très progressive ; elles n'en sont pas moins précieuses en ce qu'elles permettent d'expliquer et d'interpréter plus sûrement les structures anormales, d'ordre dégénératif, qui affectent, çà et là, certains individus, dans les peuplements naturels. C'est ainsi que les stades de la figure XXVII (*d* à *h*) p. 469, sont empruntés à du matériel de culture, tandis que ceux de la figure XXVIII (*a* à *f*) p. 471, représentent des exemplaires fixés aussitôt après la récolte ; l'analogie entre les deux est tout à fait frappante.

Dans l'une et l'autre espèces, le bourgeonnement s'opère suivant un processus particulier, déjà fort bien décrit par SAND (1901) chez la première d'entre elles et retrouvé par moi identique chez la deuxième. Sans vouloir en aucune façon y insister ici, j'en ai figuré 3 stades (fig. XXVII *a*, *b*, *c*), uniquement pour démontrer que les transformations du noyau (passage à l'état fibrillaire, allongement, puis étranglement,) ne se manifestent *dans aucun cas* avant que la première ébauche du corps de l'embryon soit déjà nettement formée à la face supérieure de l'individu mère. (1)

Dans tous les exemplaires normaux, le macronucléus est à peu près exactement sphérique, chez *Paracinet* *homari* et

(1) Contrairement à cette règle qui est très générale chez les Acinétiens, SWARCZEWSKY (1908) avait décrit, chez *Acineta Swarczewskyi* (voir plus haut, p. 426) des noyaux fibreux-fusiformes tout à fait comparables à ceux que représentent mes figures XVII et XVIII, mais il les interprétait comme des stades immédiatement préparatoires à la division, *sans qu'aucune des parties du corps de l'embryon soit encore différenciée*. Il s'agit là, à coup sûr, d'une erreur manifeste, comme le reconnaît également FILIPJEV (1910, p. 137).

chez *P. crenata* ; il est accompagné latéralement de plusieurs micronucléi, en général de 3 à 5. Le premier changement qu'on observe comme point de départ des stades de dépression est un allongement du noyau principal qui, tout en prenant la structure fibrillaire comme avant la division, s'étire en ovoïde (fig. XXVIII *a*), en larme batavique (fig. XXVII *d* et fig. XXVIII *d*),

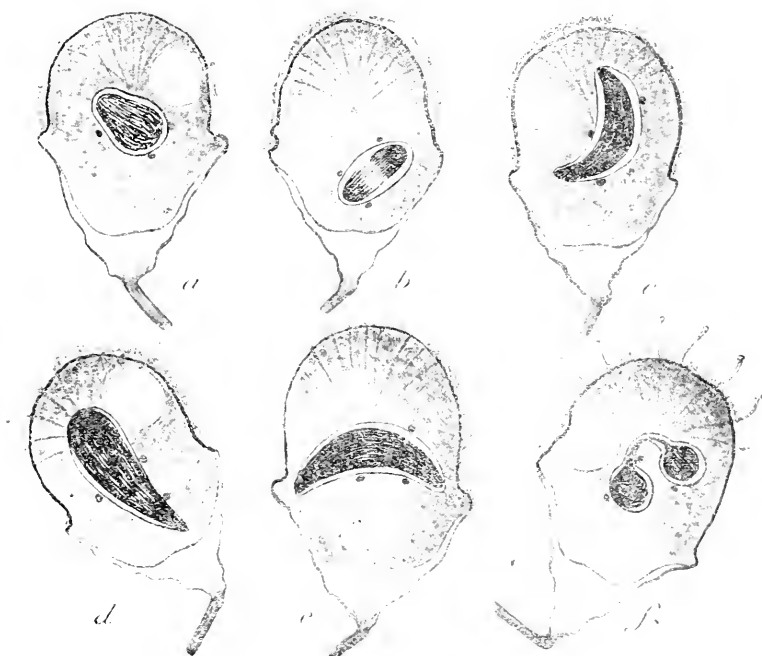


FIG. XXVIII. — *Paracincta crenata* (Frahpont)  $\times 650$ , *a* à *f*. Dégénérescence fibrillaire du noyau, simulant une figure de division (stades en croissant et stades en haltère).

en fuseau droit ou courbe (fig. XXVII *f* et *g*, et fig. XXVIII *b*, *c*, *e*), ou même s'étrangle en forme de bissac (fig. XXVIII *f*), tout comme cela a lieu à la fin d'une anaphase. Pendant tout ce temps, néanmoins, les micronucléi sont au repos complet.

En ce qui concerne la structure fine, on observe le plus souvent l'alignement des fibrilles très denses occupant uniformément toute la masse du noyau, comme au cours d'une amitose (fig. XXVII *h* et fig. XXVIII *a*, *c*, *d*, *e*, *f*), mais parfois aussi il

existe une région centrale plus claire, formée de fibres achromatiques et 2 pôles plus colorables simulant un diaster (fig. XXVIII *b*) ou encore une lame médiane entre deux pôles plus clairs, et formant plaque équatoriale (fig. XXVII *g*). Dans quelques cas, on distingue même comme des semblants de chromosomes linéaires ondulés et des calottes polaires fort bien différenciées (fig. XXVII *f*), telles qu'il ne s'en produit jamais dans la division normale du noyau des Acinètes. Parfois, l'allongement est tel que les pôles du noyau s'écartent de toute la longueur du corps protoplasmique et confinent presque à la membrane, par en haut et par en bas (fig. XXVII *d* et *h*). On observe, çà et là, des zones de chromatolyse qui se teignent diffusément sous l'action des colorants (voir fig. XXVII *g*, de part et d'autre de la plaque médiane), ou même des noyaux à structure entièrement dissoute et très hypertrophiés par rapport au volume du corps (fig. XXVII *e*), sans doute par gonflement.

Un phénomène à rapprocher, mais tout aussi énigmatique est celui signalé par HESSE (1909. p. 230 et fig. 86 et 87, Pl. III) au cours de la dégénérescence très nettement pathologique d'une Monocystidée d'Oligochète : la *Stomatophora coronata*. Le noyau de cette Grégarine, après s'être hypertrophié, s'allonge en un fuseau renflé à pôles aigus, avec une plaque équatoriale de chromosomes bien dessinés. Aucune division cependant n'est connue ni possible à ce stade, dans le cycle normal de l'espèce.

#### *G. Paracineta patula* (Cl. et L.)

Tout mon matériel aberrant provient, ici, non point de cultures longtemps entretenues, comme dans les divers cas précédents, mais d'un peuplement naturel très dense, rencontré sur les rameaux d'une colonie de Bryozoaires (sous la coque d'une embarcation), au port de Cette. Ces Bryozoaires étaient

des *Bugula neritina*, ayant déjà dépassé leur période de jeunesse et de végétation active ; les polypites en régression s'y montraient de beaucoup dominants, et peut-être faut-il attribuer à l'abondance des Infusoires attirés par ces débris, ainsi qu'à l'eau croupissante et très riche en substances organiques

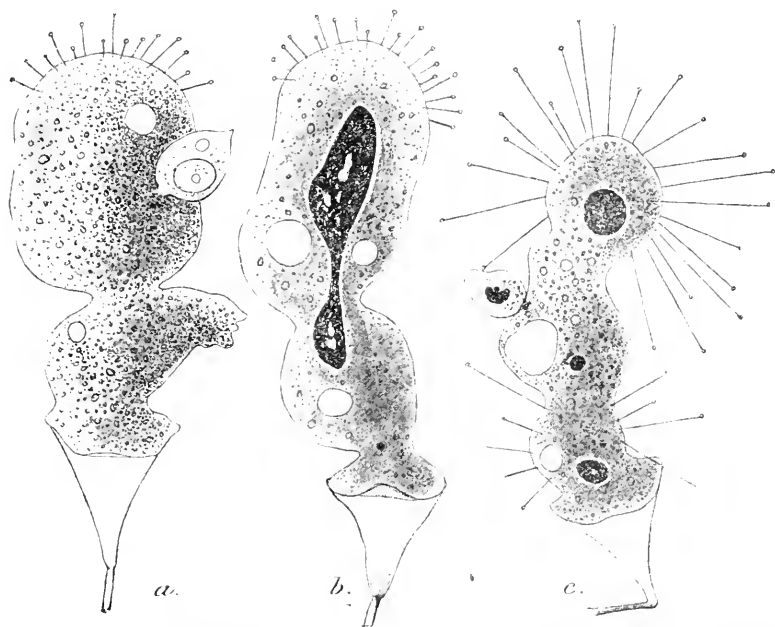


FIG XXIX. — *Paracinetia patula* (Cl. et L.)  $\times 500$ , a, b, c, 3 exemplaires hypertrophiques dessinés *in vivo* (Sur b et c, les noyaux ont été indiqués après coloration au carmin boracique).

de cette localité, l'état de nutrition intense où se trouvaient les Acinètes.

Je remarquai tout aussitôt, en même temps que la présence d'un certain nombre de couples conjugués (*tous à conjoints d'aspect normal*), celle de beaucoup d'individus en proie à une dégénérescence manifeste par croissance hypertrophique. Après examen rapide et dessin fait *in vivo* (fig. XXIX) de quelques exemplaires choisis comme étant les plus remarquables, le reste fut aussitôt fixé et coloré. Plusieurs tentatives antérieures m'avaient appris, du reste, l'impossibilité presque

absolue d'acclimater cette espèce délicate aux conditions artificielles de la culture en verre de montre. Ce matériel précieux eût donc péri bientôt, sans qu'on en puisse tirer parti.

Les résultats ainsi obtenus par l'observation immédiate (à l'encontre des cas qui viennent d'être étudiés), n'ont donc pas la valeur de faits expérimentaux. J'ai dû relier par déduction tous les phénomènes observés, sans connaître leur cause autrement que par hypothèse, et les mettre en série (naturelle, je l'espère), sans avoir assisté à leur évolution. Mais, outre leur valeur comme point de comparaison avec ce qui a lieu chez les autres espèces, ils tirent un intérêt assez particulier du fait qu'ils se sont produits en dehors du laboratoire et d'une manière toute spontanée.

Chez les individus normaux (par exemple l'exemplaire du bas sur la fig. 34 Pl. XI), le corps de *Paracincta patula* laisse assez facilement distinguer 2 parties : l'une basale étalée en disque (on pourrait l'appeler « plateau ») et comprise en entier dans la loge ; l'autre extérieure à cette dernière et terminée par un dôme subsphérique ou « coupole », qui supporte les tentacules. Toute la surface externe est couverte d'un téguement à double contour très net et à structure alvéolaire sous un fort grossissement (j'y reviendrai plus tard), tandis que la partie incluse (intérieure à la loge), n'est limitée que par une membrane ténue, sans structure appréciable, résistante néanmoins, car elle persiste assez longtemps après la mort de l'animal (fig. 25, Pl. XI). C'est ce que FRAIPONT appelait (1877-78), chez cette même espèce et chez d'autres voisines : le « plancher » de la loge.

Dans la croissance hypertrophique, la partie basilaire reste toujours normale, comme le style et la loge ; l'augmentation semble uniquement porter sur la colonne qui y fait suite, et sur le dôme tentaculaire (fig. 21, 22, 32). Tantôt le noyau reste unique et ne semble pas notablement accru par rapport au cytoplasme (fig. 20) ou, au contraire, il se divise par une amitose fibrillaire semblable à celle du bourgeonnement (fig. 27) ; il

persiste assez longtemps entre ses deux moitiés un connectif peu chromatique qui finit par se rompre (fig. 30 *bis*). L'étranglement cytoplasmique peut se produire aussi, soit au niveau même de la limite supérieure du plateau (fig. 21), soit à une distance variable au-dessus, laissant ainsi un espace libre pour former un nouveau dôme (fig. 22). Plusieurs étranglements se succèdent parfois sur un même animal (fig. 23, 28, 30 et fig. XXIX *a, b, c*), comme s'il y avait toute une série de ces divisions abortives. Le noyau est aussi fragmenté dans la plupart des cas, mais sans rapport direct avec la segmentation propre du corps protoplasmique; cette dernière semble autonome.

Les segments ainsi formés s'isoleraient-ils quelquefois pour se fixer ailleurs, en développant à leur base un appareil pédonculaire (plaque basale et style), ou simplement pour mourir; le parent régénérant à la fois son dôme apical et sa couronne de tentacules? Nous ne le savons aucunement, mais un semblable mode de rajeunissement périodique (s'il rappelle de très près certains faits observés chez les Métazoaires), semble fort peu d'accord avec nos données actuelles sur le groupe des Acinètes. Le seul phénomène comparable serait la reproduction de *Podophrya fixa* qui ressemble à première vue (mais seulement en apparence) à une division simple par fission transverse.

Dans la reproduction normale, chez *Paracinetia patula*, l'embryon est formé d'une éminence de cytoplasme clair qui fait hernie progressivement vers le sommet du corps, souvent un peu latéralement. Ce fait que je décrirai par ailleurs en détail, a déjà été reconnu par GREEFF (1868), contrairement aux données antérieures inexactes de CLAPARÈDE et LACHMANN (1858-60). L'embryon ne laisse en partant aucune trace sur l'adulte.

Chez les individus à développement hypertrophique, la libération des bourgeons doit avoir lieu souvent avec de grandes difficultés; témoin ce lobe saillant assez irrégulier, sorte de *bourrelet cicatriciel* froncé, que présente vers la droite l'individu

très déformé de la figure XXIX *a*, au-dessous de l'étranglement. Mais la position même de cette saillie révélatrice indique (d'une manière au moins très probable) que le dôme tentaculaire actuel n'est pas le dôme primitif, mais celui d'un embryon développé *in situ*.

Ce phénomène que nous avons rencontré déjà, à la fois chez *D. Steinii* et chez *D. elongata*, paraît être typique des cultures en « dépression ». Les divisions pathologiques, c'est-à-dire n'allant pas jusqu'à séparation complète des individus-fils (ce qui est l'équivalent des embryons non libérés), ont été très fréquemment rencontrées par CALKINS (1902) chez *Paramacium caudatum*.

Dans quelle mesure cette très curieuse anomalie, qui donne quelquefois lieu à des associations caténaires complexes, vraies colonies polyzoïques (fig. 23, 24, 26 et XXIX *b* et *c*) se trouve-t-elle en rapport étroit avec la déchéance physiologique causée par la nutrition trop intense, c'est là un problème d'un ordre assez nouveau et qu'il serait intéressant de pouvoir élucider. Je rappelle à ce sujet les classiques expériences de TREMBLEY (1744) lequel démontra jadis que chez une Hydre d'eau douce bien nourrie, il n'y a pas isolement des bourgeons successifs à chaque génération, mais genèse d'une colonie du type de celles que nous trouvons chez certaines Méduses à manubrium bourgeonnant (soit chez les *Lizzia*, par exemple). Même sans sortir du groupe des Infusoires, il y aurait tout une série de recherches expérimentales à faire sur les causes déterminantes de la division caténaire si fréquemment décrite et parfois exclusive chez beaucoup d'endoparasites du groupe des *Astomata*.

Comme autres signes de « dépression », on peut noter encore, chez les individus géants de *Paracincta patula* : d'une part, l'accroissement énorme et souvent la pluralité des vacuoles contractiles (fig. XXIX p. 473 et fig. 21, 32, 34, Pl. II) ; d'autre part, les détails de la structure fine du noyau. Outre son émiettement tout à fait caractéristique chez certains exemplaires



(fig. 30 en haut), il présente très souvent une forme irrégulière (fig. 21, 26, 32, 33) qu'on ne rencontre jamais chez les individus normaux, et parfois de fort gros nucléoles de plastine à structure vacuolaire semblant prendre naissance dans sa région centrale, comme substance de déchet, (fig. 32, 33).

Ces amas volumineux que ne colorent ni le carmin sous ses diverses formes, ni le vert de méthyle acétique, rappellent beaucoup par leur aspect ceux que figure MAUPAS (1888, Pl. IX, fig. 15, 16 et Pl. XI, fig. 10), pour *Stylonychia mytilus* et pour *Oxytricha* sp. durant les derniers stades de régression « sénile », et K. THON les représente également avec une structure et des dimensions très semblables (de même finement vacuolaires et fort peu colorables), dans le macronucléus de quelques individus de *Didinium nasutum*, affamés pendant longtemps. (Voir en particulier ses fig. 49 et 50. 1905.)

Ma figure 34 représente une colonie dizoïque, dans laquelle l'exemplaire inférieur ou parent (de forme et de dimensions absolument normales et répondant au *primitif* d'une chaîne d'*Anoplophrya*), porte au pôle apical un bourgeon presque libéré, beaucoup plus grand que lui et fortement hypertrophié. Le noyau de celui-ci est tronqué vers le bas, par suite de l'expulsion probablement récente du nucléole volumineux qu'on voit rejeté dans le cytoplasme à quelque distance au-dessous. Ce serait là comme une sorte d'épuration spontanée du noyau dégénérescent, à moins qu'il ne s'agisse simplement d'une désintégration nécrotique.

Un dernier cas de dégénérescence également fort curieux, mais que je n'ai encore rencontré qu'une seule fois (fig. 32) consiste dans l'éclatement du macronucléus au cours du bourgeonnement : la partie destinée à fournir normalement le noyau de l'embryon a fusé dans le cytoplasme du parent sous forme d'une nappe chromidiale à contours mal définis, de sorte que la jeune larve, même si elle eût vécu jusqu'à un stade plus avancé de son évolution, n'eût pas été viable à cause du manque total de substances nucléaires.

### III. CONCLUSIONS

#### A. Synthèse des faits acquis

Les résultats complexes qui viennent d'être exposés me paraissent se grouper assez naturellement sous trois chefs principaux : la croissance hypertrophique du corps cytoplasmique, les régressions morphologiques portant principalement sur l'appareil styloïde et sur la symétrie, enfin les changements de forme et de structure du macronucléus (ceux du micronoyau nous étant pour l'instant à peu près inconnus encore). En mettant bien à part ces trois catégories de faits, sans négliger toutefois les liens qui les unissent, la recherche des causes se trouvera d'autant mieux circonscrite et de beaucoup facilitée.

#### 1° LA CROISSANCE HYPERTROPHIQUE

C'est un fait bien connu que, dans toutes les cultures prolongées d'Infusoires, l'avant-coureur le plus certain des stades de dépression consiste dans l'abaissement progressif de la taille individuelle au cours des générations. Sans vouloir être complet, qu'il suffise de citer parmi les principaux travaux faisant mention du phénomène : MAUPAS (1888), SIMPSON (1901), CALKINS (1902 et 1904), POPOFF (1907), RESCH (1908) (1).

Ce n'est que d'une façon tout à fait exceptionnelle que des résultats contraires ont été signalés : HERTWIG (1903) obtient chez *Dileptus gigas*, par l'influence des basses températures,

(1) BOROWSKY (1910) dans l'exposé critique qu'il consacre à ce sujet, cite comme observations antérieures à celles de MAUPAS, les remarques de BÜTSCHLI (1876) sur les dimensions réduites de tous les exemplaires de Ciliés qui entrent en conjugaison. Mais il s'agit ici de la suite naturelle de ces divisions répétées qui ont lieu par la faim (« *Hungertheilungen* » de R. HERTWIG) et que l'on peut interpréter comme divisions gamogoniques (« *gametenbildende Theilungen* » de POPOFF, 1908), plutôt que de la déchéance progressive de la race dans les cultures séniles. La question même de l'existence des stades de dépression était encore à cette époque très insuffisamment posée.

un accroissement de taille assez considérable ; et d'autre part WOODRUFF (1905), en cultivant un Hypotriche (*Oxytricha fallax*), remarque l'augmentation des dimensions moyennes pendant les stades où les cultures sont peu prospères, à cause de la rareté des phénomènes de division.

Chez les Acinétiens, au contraire, l'accroissement de taille est général et se produit par le fait même de la mise en culture, sous la seule influence de la nutrition intensive. C'est du moins ce que j'obtiens d'une façon très constante, sans changer la température (ou même en l'élevant, car la pièce où je tiens mes cultures est certainement beaucoup moins fraîche, en n'importe quelle saison, que ne l'est l'eau des mares aux stations d'origine).

POPOFF (1909 a) a montré comment on peut à volonté changer les dimensions d'une espèce cellulaire par voie expérimentale, par exemple : obtenir une race naine et une race géante d'un Infusoire donné, ces deux races se maintenant ensuite d'une manière à peu près fixe. Il suffit, pour provoquer l'apparition du phénomène, d'obtenir par un moyen quelconque (action du froid, mérotomie ou centrifugation), une division très inégale du corps cytoplasmique, le rapport normal de volume du cytoplasme et du noyau étant néanmoins conservé dans chacun des rejets.

Dans le cas des Acinètes, chez qui, le plus souvent (par le fait même du bourgeonnement), la division est toujours inégale dans une espèce donnée, la question de la taille se pose tout autrement : sans doute les dimensions des embryons peuvent-elles dépendre dans une certaine mesure des dimensions mêmes du parent qui leur a donné naissance (et encore il n'est pas rare d'observer à ce sujet de très curieuses anomalies : comparer les fig. III bis a et b) ; mais on ne saurait nier que la jeune larve ne possède, dès avant sa libération, des possibilités évolutives qui ne sont point celles du parent. La limite de croissance pour un Acinézien paraît être, avant tout, une limite individuelle.

Il est toutefois à remarquer que l'alimentation intensive constitue une condition très importante, mais non pas absolue, de la croissance hypertrophique. Malgré son caractère nettement dégénératif, elle ne peut être homologuée que d'une manière très imparfaite avec un stade de « dépression ». CALKINS définit en effet cette dernière comme étant un abaissement du pouvoir d'assimilation, une sorte d'épuisement des substances (ferments ou autres), qui jouent un rôle actif dans les processus essentiels de la vie. Les Paramécies des cultures dégénérantes absorbent encore des proies, mais *ne les digèrent plus*. Au contraire, les Acinétes en croissance hypertrophique se distinguent de leurs congénères normaux (car le phénomène se produit presque toujours d'une façon très sporadique dans une culture donnée), uniquement par une *intensité exagérée des échanges alimentaires*. Cette suractivité trophique ne se manifeste pas seulement par le volume inusité du corps protoplasmique, mais aussi par l'accroissement du nombre des organes de nutrition (suçoirs) et des vacuoles excrétrices. *Discophrya elongata* en est l'exemple le plus typique.

L'augmentation de substance ainsi réalisée par l'assimilation n'étant pas sans cesse compensée par une activité corrélative des phénomènes reproducteurs (nous verrons [dans la suite que cette corrélation n'est jamais bien étroite chez les Acinétiens), si la capture des proies a lieu à intervalles très rapprochés, il s'en suivra nécessairement rupture des conditions normales d'équilibre trophique et croissance dépassant les limites habituelles.

Ce fait, qui a lieu fréquemment dans les cultures en verre de montre, où l'alimentation est toujours maximale, est sans doute beaucoup plus rare dans les conditions naturelles, la capture et la succion des proies constituant pour l'Acinète plutôt un hasard heureux qu'une occupation continue. L'exemple très curieux de *Paracineta patula*, nous apprend cependant que la chose est possible, même en milieu non confiné.

## 2° LES RÉGRESSIONS MORPHOLOGIQUES

Je désigne sous ce nom l'ensemble des phénomènes qui peuvent être considérés comme une altération morbide des caractères fondamentaux particuliers à chaque espèce et permettant de mesurer, par rapport aux espèces voisines, son degré propre d'adaption. On les observe, sous une forme ou sous une autre, chez toutes les sortes d'Acinètes que j'ai pu maintenir en culture intensive pendant assez longtemps ; mais, d'une manière constante, *plus les dimensions sont accrues au delà des limites normales de l'espèce, plus aussi les caractères de forme et de structure s'éloignent de ceux du type*. C'est ainsi que *Tokophrya quadripartita* et *Tokophrya cyclopum* qui sont les moins sujettes à la croissance hypertrophique (au moins dans la mesure où mes expériences nous renseignent), sont aussi les moins modifiées. Au contraire *Tokophrya infusionum* et surtout *Discophrya elongata* qui s'accroissent dans une mesure considérable (cette dernière espèce atteignant à une taille véritablement colossale : 200 fois le volume de la race primitive, (voir p. 456) nous étonnent à bon droit par la série si imprévue de leurs transformations.

Il est remarquable d'autre part que la variabilité intense semble liée le plus souvent avec un caractère morphologique très évidemment régressif : *la perte plus ou moins complète de l'appareil de fixation* (scopula, pédoncule et plaque basale). Peut-être même cet appareil est-il, au fond, la seule cause mécanique déterminant chez les Suceurs la symétrie du corps par rapport au grand axe, cette symétrie ne semblant point nécessitée par leur mode de nutrition, comme elle peut l'être chez des animaleules à tourbillon alimentaire tels que les Vorticelliens.

Dès que, par manque de fixation, il arrive que l'animal n'ait plus un équilibre stable et une orientation constante, on remarque aussitôt la tendance à s'accroître selon toutes les directions et d'une manière irrégulière.

*Tokophrya infusionum* fournit à ce sujet la démonstration la plus nette : les formes pédunculées (fig. 1 a à d) malgré des différences d'aspect relativement considérables, conservent inaltérée leur symétrie fondamentale ; c'est seulement avec la naissance des premiers exemplaires astyles que l'on voit paraître aussitôt des formes aberrantes, à 3 ou 4 faisceaux de tentacules ou à corps complètement sphérique, sans pôles reconnaissables. Sur la fin de la culture (stade à coque gélatineuse), l'orientation primitive reparaît, avec retour à la vie sédentaire et fixée, sans aucune trace de style ; ou plutôt, il ne subsiste sans doute que des descendants des exemplaires *les moins hypertrophiques et les moins déformés*, chez qui la polarité n'était pas entièrement disparue (comparer fig. 3 et fig. 10 et 11, Pl. X).

Pour *Discophrya Steinii*, il est bon de noter que sur plusieurs milliers d'exemplaires obtenus en culture, les deux seuls anormaux (fig. XXII a, b, c) étaient précisément des exemplaires astyles. Chez *Discophrya elongata*, comme je l'ai remarqué déjà, en dehors des variations très peu considérables de la figure XIII (a à e) relatives avant tout à la forme du noyau, c'est à peine si j'ai pu rencontrer 4 ou 5 individus vraiment hypertrophiques (fig. XX a à e et fig. XVIII a) dans tout mon matériel de la race pédunculée, et encore l'altération survenue dans leur symétrie, était-elle beaucoup moins prononcée que chez les exemplaires correspondants de la culture astyle obtenus par centaines dans les mêmes conditions (comparer les deux figures XVIII a et XVIII b).

Quant à savoir *pourquoi* l'« astylie » apparaît çà et là chez certains exemplaires, au bout d'un temps très différent selon les diverses cultures (*Discophrya elongata*, cultures  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ), et d'une façon entièrement sporadique, puis se maintient et reparaît à chaque génération chez tous les descendants des exemplaires astyles, comme déchéance irrémédiable, c'est là un côté du problème qui, pour l'instant encore, nous échappe entièrement.

Dans la nature, il est probable que ces individus astyles ne

seraient pas viables par le fait même du manque de fixation. Nous ne trouvons en effet aucune forme d'Acinète qui paraisse adaptée à ce mode d'existence, sinon certaines espèces du genre *Trichophrya*, d'après SAND (1901). Encore s'agit-il là d'Infusoires de petite taille qui se hâlent sur les algues à l'aide de leurs suçoirs ; les espèces planktoniques (peu nombreuses d'ailleurs), ne sauraient être aucunement comparées avec les exemplaires astyles essentiellement benthiques, tombant immédiatement au fond des verres de montre, de *Discophrya Steinii* et *D. elongata*.

C'est seulement par hypothèse qu'on pourrait être tenté d'interpréter, chez la forme flottante de cette dernière espèce (cult. -) et chez *Tokophrya infusionum*, la réduction très progressive de la longueur du pédicule, puis sa disparition complète, comme étant le résultat d'une adaptation lente aux conditions nouvelles de la vie en surface. Encore ne faudrait-il pas oublier que chez *D. elongata* la plaque basilaire du style joue un rôle capital dans la sustentation à la face libre du liquide de culture et qu'aussitôt l'astylie entièrement réalisée, la forme flottante elle-même redevient *benthique*.

### 3° LES CHANGEMENTS NUCLÉAIRES.

Tandis que l'épreuve de la faim, même prolongée, ne paraît pas entraîner sur le corps cytoplasmique de la plupart des Acinètes, d'autres modifications notables que celles connues depuis longtemps chez l'ensemble des Protistes, son effet sur le noyau est des plus particuliers.

Comme exemple typique, j'ai cité les faits obtenus chez *T. quadripartita* (fig. 15 à 19), mais les structures très comparables qu'ont montré d'autres espèces dans des conditions analogues, doivent être rapportées sans aucun doute à la même cause. Quand nous voyons apparaître le « noyau cloisonné fusiforme » chez *T. infusionum* ou l'étirement fibreux et les « pseudomitoses » chez *Paracineta homari* et *crenata*, c'est

invariablement au cours de stades de dépression pendant lesquels l'animal, s'il s'alimente encore (fig. 1 Pl. I), du moins n'assimile plus comme à l'état normal. On peut donc supposer que le noyau traverse une *crise d'inanition*. De même chez les Grégarines déjà observées par HESSE (voir plus haut), les grains de réserve ont disparu lors de la pseudomitose.

Parmi les cas divers observés chez les ciliés, seul celui des Paramécies paraît être à présent connu d'une manière assez précise, grâce aux recherches poursuivies par WALLENGREN (1901), KASANZEV (1901) et KHAINSKY (1906), s'ajoutant aux données antérieures, beaucoup plus fragmentaires, de HERTWIG (1899 et 1903). Mais, comme le remarque avec raison BOROWSKY (1910), les faits cités par ces auteurs sont trop contradictoires entre eux, ou au moins trop différents, pour qu'il puisse s'en dégager aucune conclusion d'ensemble. Les méthodes étant les mêmes, à fort peu de chose près, il faut alors évidemment conclure que les *racés physiologiques* choisies comme point de départ, dans chacune de ces recherches, n'étaient point comparables. Il n'y a d'ailleurs entre ces faits et ceux que j'ai moi-même obtenus chez les Acinétiens, aucun rapport étroit.

Les changements nucléaires observés par la suralimentation en culture prolongée, se relieut tout aussi mal, à ce qu'il semble, aux résultats déjà connus ailleurs. La métamorphose fibrillaire du noyau chez les exemplaires gras de *T. quadripartita*, avec alignement constant des granules chromatiques dans une seule direction, comme au cours de l'amitose, reste un fait jusqu'ici complètement isolé, peut-être même une réaction caractéristique de l'espèce, tandis que l'allongement et la forme rameuse du macronucléus de *D. elongata* paraît une conséquence directe de la croissance hypertrophique du corps cytoplasmique. Ainsi se trouve réalisée une disposition fréquente chez d'autres Acinétiens de grande taille (*D. Steinii*, *Ephelota gemmipara*), ou encore dans les cellules volumineuses de certains organes de Métazoaires



(hépatopancréas d'Anilocre, glandes filières des larves de Phrygane et des chenilles de Papillons, etc.)

Quant à la fragmentation qui suit, avec ou sans passage par une phase chromidiale au dernier stade de la nécrose, c'est un des faits les plus communs, signalés par tous les auteurs chez les Ciliés en dépression. (MAUPAS, 1888, CALKINS 1902, HERTWIG, POPOFF 1907, RESCH 1908, POPOFF 1909 etc.). C'est sans doute un phénomène tout à fait comparable au « Karyorhexis » des noyaux de Métazoaires, simple éclatement ou émiettement d'un corps qui se désagrège par défaut de cohésion entre ses particules, sans qu'il faille y chercher aucun sens plus profond.

Sans doute HERTWIG et ses élèves ont tenté d'établir un lien très étroit entre ces émissions de substance chromatique au sein de la cellule et la théorie bien connue du rapport nécessaire de volume du cytoplasme et du noyau (*Kernplasmarelation*). En conséquence, ils envisagent comme la cause de la dépression la rupture du rapport normal (*Kernplasmanorm*), par l'accroissement excessif de la masse nucléaire, qui semble être une conséquence même du fonctionnement vital. Plus ce dernier se poursuit, comme intensité en même temps que comme durée, plus le noyau s'hypertrophie. L'émiettement chromatique ou la fragmentation agirait donc comme un moyen d'éliminer ce matériel surabondant qui est ensuite résorbé et sans doute digéré par la substance cytoplasmique ; ce serait un procédé d'*autorégulation* (voir POPOFF 1907, p. 62).

Or, ici précisément, chez les Acinéliens, on relève à peine ses traces de l'augmentation relative du noyau dans les cultures en dépression. Celle causée par l'affamement et déjà remarquée par MARTIN (1909) chez *D. elongata* (voir ses fig. 3 et 4. Pl. VIII), peut s'expliquer tout aussi bien par l'atrophie du cytoplasme, consécutive à l'inanition prolongée et quant au gonflement final, énorme évidemment chez *T. infusionum* (fig. 13 et 14 et chez *P. homari* (fig. XXVII e), c'est à coup sûr la résultante d'un phénomène d'osmose très étroitement uni à la chromatolyse.

Dans tous les autres cas, pas d'accroissement dont la constatation s'impose à première vue, sans recourir à des méthodes de mensuration très précises, inapplicables d'ailleurs ici, à cause des formes irrégulières du cytoplasme et du noyau (voir en particulier *Discophrya elongata* !). Dans l'un des cas les moins complexes (*Paracineta patula* : fig. 20 à 34), on n'acquiert aucunement l'impression que chez les exemplaires les plus hypertrophiés, quant à la masse cytoplasmique, le volume de substance nucléaire soit relativement accru ; un certain nombre de calculs que j'ai tenté d'effectuer et que je juge inutile de reproduire ici, ne m'ont rien appris dans ce sens, malgré le grand nombre d'individus dont j'ai pu disposer.

Quand le noyau est fragmenté, ses fragments sont répartis, apparemment sans aucune règle, dans les diverses régions du corps.

Plus important serait peut-être, si l'on en connaissait le mécanisme exact, le fréquent déplacement du macronucléus hors de l'axe de symétrie, dans la culture en dépression et suralimentée de *T. quadripartita*, (fig. II b, d, e, p. 436). Car le même phénomène se retrouve également, (ainsi que je l'ai moi-même très souvent observé) dans les cultures âgées de beaucoup d'*Infusoires*, et en particulier chez *Paramœcium caudatum* (1).

Peut-être un stade plus avancé nous aurait-il montré ici, comme on croit l'avoir constaté parfois, pour certaines cellules de Métazoaires en dégénérescence, la mort de l'élément par auto-énucléation ?

## B. Considérations générales sur le cycle des Acinètes

Quelque grande que puisse être sur l'étendue des variations d'un même type spécifique, l'influence de tous les facteurs que l'on peut caractériser d'un mot comme *externes* (en parti-

(1) Voir aussi les figures 14 et 18 (1907) et 21, 24, 25 (1909), publiées par POPOFF, de même que celles de RESCH (F. G. H., 1908) pour *Colpidium colpoda*.

culier, l'action d'une alimentation intense en culture prolongée), elle ne saurait expliquer à elle seule toute la série des plénomènes que nous venons d'observer. Ni la croissance hypertrophique qui leur est si particulière, ni ces modifications profondes de forme et de symétrie du corps cytoplasmique, ou du noyau, ne deviennent parfaitement claires par là même, qu'on les rapporte au jeu de diverses causes qui sont loin de produire des effets comparables sur l'organisme bien voisin et pourtant mieux connu, des Infusoires ciliés.

Il faut donc rechercher, dans la structure intime des Suceurs, et dans leur cycle évolutif, d'autres causes plus profondes, inhérentes à l'essence même de leur morphologie spéciale et de leur mode de développement : en d'autres termes, ce que l'on pourrait appeler les *facteurs intrinsèques*, ou les conditions préalables (nécessaires et non suffisantes) de leur pouvoir de variation.

D'une part, en effet, l'Acinétién, sédentaire et fixé, chasseur d'êtres mobiles qu'il attend et capture au passage, se nourrissant par des suçoirs distribués diversement et en nombre le plus souvent quelconque, n'est pas assujéti par ses conditions d'existence à une symétrie rigoureuse ni à une forme du corps étroitement définie. A l'encontre de son ancêtre le Cilié, pourvu d'un appareil vibratile très complexe, en partie locomoteur et en partie trophique (ciliation du péristome et membranes ondulantes), l'Acinétién peut s'accroître presque indéfiniment dans n'importe quelle direction, sans aucune gêne mécanique, ni aucun désavantage dans la lutte pour la vie, à cette seule condition qu'il augmente en même temps le nombre de ses suçoirs et de ses vacuoles excrétrices, c'est-à-dire qu'il agrandisse par ce moyen et sa zone de capture, et ses échanges alimentaires. Nous avons vu d'ailleurs (p. 481) que la disparition complète du pédoncule, ainsi que le manque de symétrie qui en résulte dans la suite, accentuait encore ces possibilités de variation indéfinie ; plus l'Acinète est régressé au point de vue morphologique, plus sa forme est instable.

D'autre part, par le fait même de son cycle de développement, dans lequel la reproduction par bourgeons ou embryons a remplacé à peu près totalement la division primitive, ou fissiparité binaire à 2 produits équivalents (presque exclusive chez les Ciliés), l'Acinétiën se trouve placé dans des conditions toutes spéciales, particulièrement favorables pour l'expansion illimitée et la croissance hypertrophique.

Chez tous les Ciliés en effet (si nous exceptons les *Spirochoniidae* et quelques autres formes qui se multiplient par bourgeonnement à la façon des Acinétes), il existe un rapport constant pour des conditions de milieu définies et pour une race physiologique donnée (voir POPOFF, 1909 a, p. 144 et suiv.) entre les dimensions moyennes du corps de l'Infusoire et le phénomène de division. Il existe une taille maximale (*Theilungsgrösse*) qui se maintient longtemps comme limite infranchissable du volume individuel et au delà de laquelle intervient nécessairement le partage en 2 moitiés. Pour un Acinéte, au contraire, le bourgeonnement n'est lié que dans une très faible mesure à l'accroissement du corps, et, loin de favoriser la puissance reproductrice, la nutrition trop intensive semble plutôt l'affaiblir.

BÜTSCHLI remarque déjà (1876) que, dans un même peuplement de *Metacinetæ mystacina*, tous les individus en division, sont de moyenne ou de petite taille, à cytoplasme clair, tandis que les gros exemplaires granuleux et foncés (c'est-à-dire bien nourris), semblent se diviser peu. D'après ma propre expérience (et d'une manière toute spéciale chez *Tokophrya cyclopum* et chez *Discophrya elongata*), si après une période d'alimentation intensive, on affame soudain la culture, il se produit tout aussitôt (au moins dans la très grande majorité des cas), une véritable « *épidémie de bourgeonnement* », et des embryons ciliés anormalement nombreux sillonnent le liquide en tous sens. De même aussi FILIPJEV (1910 p. 130) remarque chez *T. quadripartita*, comme étant l'un des effets les plus habituels du jeûne, une « reproduction renforcée » (eine vers-

tärkte Fortpflanzung). Il obtient même par ce moyen le bourgeonnement total, phénomène par lequel, comme on sait, le cytoplasme presque entier avec le noyau indivis, forment le corps de l'embryon, le parent se trouvant réduit à la pellicule et au style. Le taux des divisions pendant un temps donné (« *Theilungsrath* ») me paraît donc dépendre, chez les Acinétiens, d'un ensemble complexe de facteurs non encore précisés, et sur lesquels des expériences que je poursuis en ce moment, sur des espèces plus favorables, me permettront sans doute de revenir un jour.

Sans m'attarder ici à citer les analogies que ce fait peut offrir avec certains détails déjà connus dans la reproduction de beaucoup de Métazoaires, ou encore avec les divisions de jeûne (« *Hungertheilungen* » de R. Hertwig et de Popoff) qui précèdent, chez les Infusoires ciliés, l'entrée en conjugaison, je voudrais faire ressortir une autre conséquence du fait même du bourgeonnement, au point de vue qui nous occupe : c'est que chez les Acinétiens, au contraire de ce qui a lieu dans les autres groupes de Protistes, le phénomène reproducteur ne marque en aucune façon la limite nécessaire de la vie individuelle. Les générations se succèdent sans s'évanouir l'une dans l'autre à mesure ; au lieu de passer tout entier en individus fils, l'organisme demeure généralement intact au point de vue morphologique, sous forme d'un adulte ou « *parent* », ayant donné naissance à une ou plusieurs larves (« *bourgeons* » ou « *embryons* ») et susceptible d'en fournir encore d'autres, un grand nombre de fois, au cours de son cycle vital dont rien *a priori* ne précise la durée (1).

(1) C'est bien avec raison que MAUPAS a insisté sur ce fait capital, dans ses considérations d'ensemble sur le groupe des Acinétes (1881, p. 365-366) et les conclusions naturelles que l'on est en droit d'en tirer, au point de vue de l'existence d'une *ontogénèse* véritable chez certains Protozoaires, ne sauraient être exposées plus clairement qu'il ne l'a fait. BÜTSCHLI, tout d'abord opposé à cette manière de voir (1876) avoue s'y rallier dans la suite, plus ou moins expressément (1889, p. 193b), tandis que SAND (1901, p. 104 à 110) entreprend de prouver, dans un long exposé uniquement théorique, mais dépourvu de faits précis, que les Protozoaires « *n'ont pas d'ontogénèse* ». L'être nouveau, dit-il, n'est qu'une partie de l'être ancien ; c'est un « *morceau de cellule* » qui « *se détache avec un morceau de noyau* », sans aucune modification du plasma germinatif. Sans vouloir reprendre à fond l'ensemble de cette discussion, d'un caractère presque métaphysique, je ferai

Comme autre corollaire de cette même constatation, il faut aussi faire remarquer que l'individu Acinète ne *vieillit* nullement d'une façon comparable à l'Infusoire cilié. Chez les êtres de ce dernier groupe, le vieillissement est avant tout un *phénomène cyclique*, de quelque point de vue qu'on veuille l'envisager, et quelles qu'en soient les causes apparentes ou réelles (car nous verrons plus loin qu'elles sont maintenant très discutées.)

Il est classique de comparer les Infusoires issus d'un même progéniteur (d'un ex-conjugué, par exemple), avec les éléments multiples du corps d'un Métazoaire, qui sont nés, eux aussi, par les divisions répétées d'une seule cellule originelle qui est l'œuf fécondé. Ce parallèle est déjà fait par MAUPAS (1888, p. 267 et suiv. ; 1889, p. 510), contre Weismann et Gruber ; il a été souvent repris depuis, et l'on a pu pousser jusque dans le détail la mise en comparaison des stades physiologiques, par lesquels passent les cellules d'un animal hautement différencié et les Infusoires d'une culture (POPOFF, 1907), à cette différence près, que les derniers vivant libres et non pas associés en un complexe durable, ils ne sont pas spécialisés pour telle ou telle partie du métabolisme vital. Ils remplissent tous pareillement l'ensemble des fonctions somatiques pendant la vie végétative, devenant tous aptes ensuite (si les circonstances le permettent) au rôle privilégié de cellules sexuelles.

Ceci est vrai pour les Ciliés qui forment, à chaque moment du cycle et dans une même génération, un tout bien homogène et composé d'individus potentiellement équivalents entre eux. Nous ne savons aucunement si ce l'est dans la même mesure pour une culture d'Acinétiens qui comprendra toujours des exemplaires d'âge différent, les uns jeunes, les autres vieux,

remarquer simplement que si un « embryon » d'Acinète n'est pas directement comparable à un « embryon » de métazoaire (lequel est issu d'un œuf fécondé), il ne l'est pas davantage à un « blastozoïte » pluricellulaire, tel qu'un bourgeon d'Hydres, d'Eponges ou d'Ascidies.

Si l'on veut appliquer la notion d'*individus* chez les Protozoaires) et en particulier chez les Acinétiens où elle est parfaitement claire, il faut la leur appliquer d'emblée, c'est-à-dire en parlant d'eux, non pas en parlant de nous à la façon anthropomorphe. Il n'y aura plus alors aucun inconvénient à appeler « ontogénèse » tout acte par lequel un « individu » prend naissance au moyen d'un germe nouveau, à *facies larvaire*, provenant de l'être ancien, et se constitue peu à peu en revêtant progressivement ses caractères d'*adulte*.

appartenant en somme à des générations très diversement éloignées de la souche originelle.

Nous savons qu'un Acinézien, comme un individu Méta-zoaire quelconque, peut vivre un certain temps sous sa forme d'adulte et se reproduire plusieurs fois en donnant naissance à des larves, bientôt transformées en adultes à leur tour. Mais ce que nous ignorons d'une manière absolue, c'est si ce processus peut se poursuivre ainsi pendant un temps *indéfini*, ou s'il possède une limite nécessaire comme chez les êtres supérieurs. Y a-t-il, en d'autres termes, inéluctablement *termination de l'individu* avec mort et cadavre ?

Les quelques expériences que j'ai tentées jusqu'à présent, ne répondent point à cette question ; la plupart des isollements qui ont été effectués l'ont été dans un but différent et concernaient des exemplaires déjà très manifestement atteints de développement hypertrophique (voir en particulier *Discophrya elongata*, p. 455). Toutefois ces isollements n'ont duré, dans aucun cas, plus de quinze à vingt jours, et se sont terminés d'une manière très constante par la mort des sujets. Si nous ajoutons approximativement dix jours, pour tenir compte de leur âge avant le début de l'expérience (estimé par comparaison avec des exemplaires suivis à partir de l'embryon), nous arrivons à un total *d'un mois* au maximum. Mais on n'en peut évidemment conclure que telle est aussi la durée d'un exemplaire normal dans de bonnes conditions. C'est un essai qui reste à faire.

L'intérêt de ce problème (auquel je n'ai pu jusqu'ici, pour des raisons diverses, accorder toute l'attention qu'il mérite à coup sûr), serait d'ordre général. Car l'« *Immortalité* » potentielle des Ciliés, telle que l'entendent du moins Weissmann et son école, est purement idéale et *ne correspond à rien dans le domaine morphologique* : quelle que soit l'idée qu'on professe sur le « vieillissement physiologique », par le fait même du fonctionnement vital, sur la nécessité du « rajeunissement » périodique par la conjugaison (MAUPAS, HERTWIG, POPOFF),

ou au contraire sur la pérennité du cycle des générations agames dans des conditions favorables, et l'absence de « mort naturelle » chez les Protozoaires (ENRIQUES et WOODRUFF), il reste bien certain qu'il y a chez les Ciliés, à chaque génération et pour les 2 rejetons de chaque division fissipare, un remaniement plus ou moins profond du corps cytoplasmique et de l'appareil nucléaire ; donc une *rénovation*, et comme une sorte d'ontogénèse au moins rudimentaire. Chez les Tentaculifères, *l'embryon est seul rajeuni* (et il l'est très profondément : voir COLLIN, 1908,) tandis que le parent demeure, intact morphologiquement en tant qu'individu, mais plus vieux physiologiquement qu'avant l'acte reproducteur, puisqu'il a fait passer dans le corps de la jeune larve, le meilleur de sa substance, gardant pour lui tous les déchets.

On pourrait donc peut-être, *a priori*, conclure avec SAND (1901, p. 105) qu'« *il y a ici* (dans le bourgeonnement opposé à la division par fissiparité égale) *normalement mort et cadavres* » ; mais si c'est là une chose possible, voire même assez logique en l'état actuel de nos connaissances sur le groupe des Suceurs, nous ne devons point oublier qu'elle n'est pas démontrée. *Si l'on parvenait à prouver qu'un Acinète adulte peut poursuivre indéfiniment sa vie d'individu* (avec ou sans conjuguaisons « rajeunissantes », périodiquement interposées ; la chose ici importe peu au point de vue qui nous occupe), on aurait par là même prouvé son « *Immortalité* ». Celle-ci serait alors, sinon substantielle et chimique (ce qui n'est, *dans aucun cas*, compatible avec la vie), du moins effective et réelle, parce que morphologique.

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1892. BALBIANI (G.). Recherches expérimentales sur la Mérotomie des Infusoires ciliés (*Annales de micrographie*, vol. IV).
1910. BOROWSKY (W. M.). Untersuchungen über *Actinosphaerium Eichhorni*. (*Arch. f. Protistenk.* Bd. XIX.)



1884. BÜCK (E.). Ueber die ungestielte Varietät der *Podophrya fixa*. (Ber. Senck. Ges. Frankfurt. 1884, p. 298-304.)
1876. BÜTSCHLI (O.). Ueber die Entstehung des Schwärmsprösslings der *Podophrya quadripartita*. (Jenaische Zeitschr. Bd. X.)
1889. BÜTSCHLI (O.). *Protozoa* (III) [in BRONN's *Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs* Bd. I.]
1902. CALKINS (G. N.). Studies on Life-history of Protozoa. I. The Life-Cycle of *Paramacium caudatum*. (Arch. f. Entwicklungsmech. d. Org. Bd. XV.)
1904. CALKINS (G. N.) id. IV. Death of the A Series. Conclusions (Journ. of exp. Zool. Vol. I, n° 3).
- 1858-61. CLAPARÈDE et LACHMANN Etudes sur les Infusoires et les Rhizopodes (Ann. Inst. nat. genevois, tomes V à VII: édit. en 1 vol. 1868)
1908. COLLIN (B.). Quelques remarques sur *Tokophrya cyclopum*. Cl. et L. (Arch. Zool. exp. (4) vol. VIII, N. et R.)
1909. COLLIN (B.). Sur les formes hypertrophiques et la croissance dégénérative chez quelques Acinétiens. (C. R. Acad. Sc. Paris, 2 nov. 1909.)
1890. DANGEARD (P. A.). Les Acinètes (*Le Botaniste*, 2<sup>e</sup> série.)
1910. DOFLEIN (F.). Studien zur Naturgeschichte der Protozoen VI. Experimentelle Studien über die Trypanosomen des Frosches. (Arch. f. Protistenk. Bd. XIX.)
1838. EHRENBURG (C. G.). Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen (Leipzig).
1907. ENRIQUES. La conjugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori. (Arch. f. Protistenk. Bd. IX.)
1879. ENTZ (G.). Über einige Infusorien des Salzteiches Szasmosfalva (*Termesz. Füzetek*. t. III.)
1910. FAURÉ-FREMIET (E.). Appareil nucléaire, chromidies et mitochondries (Arch. f. Protistenk. Bd. XXI.)
1910. FILIPJEV (J.). Zur Organisation von *Tokophrya quadripartita* Cl. L. (Arch. f. Protistenk. Bd. XXI.)
- 1877-78. FRAIPONT (J.). Recherches sur les Acinétiens de la côte d'Ostende (Bull. acad. Belg. [2] t. 44 et 45.)
1868. GREEFF (R.). Beobachtungen über die Fortpflanzung der Infusorien. (Sitzb. d. niederrh. Ges. Bonn. 1868.)
1896. GREENWOOD. The Macronucleus of *Carchesium* (Journ. Physiol. XX.)

1886. GRUBER (A.). Beiträge zur Kenntniss der Physiologie und Biologie der Protozoen. (*Ber. d. naturf. Ges. Freiburg i. B.* Bd. I).
1899. HERTWIG (R.). Was veranlast die Befruchtung der Protozoen? (*Sitzber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol München.* Bd. XV.)
1900. HERTWIG (R.). Ueber physiologische Degeneration bei Protozoen. (*Ibid.* Bd. XVI.)
1903. HERTWIG (R.). Ueber das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. (*Ibid.* Bd. XVIII.)
1904. HERTWIG (R.). Über physiologische Degeneration bei *Actinosphaerium Eichhorni*. (*Festschr. f. E. HAECKEL. Jena.*)
1909. HESSE (E.). Contribution à l'étude des Monocystidées des Oligochètes. (*Arch. Zool. exp.* [5] vol. III).
1901. KAZANZEV (W.). Experimentelle Untersuchungen über *Paramaecium caudatum* (*Dissert.* Zurich).
1888. KEPPEN (N.). Observations sur les Infusoires tentaculifères. (*Mém. soc. nat. Odessa*, vol. 13.), en russe.
1906. KHAISKY (A. J.). Physiologische Beobachtungen an *Paramaecium*. (*Arb. a. d. Zootom. Lab. Univ. Warschau.* Bd. XXXV.)
1859. LACHMANN (J.). Neue Infusorien. (*Verh. Naturhist. Ver. preuss. Rheinlande.* Bd. XVI.)
1909. MAC CLENDON (J. F.). Protozoan Studies. (*Journ. exp. Zool.* Baltimore, vol. VI.)
1909. MARTIN (C. H.). Some Observations on Acinetaria. I. The « Tinktin-Körper » (*Quart. Journ. of. Micr. Sc.*, vol. LIII.)
1881. MAUPAS (E.). Contribution à l'étude des Acinétiens. (*Arch. Zool. exp.* (1) Vol. IX.)
1888. MAUPAS (E.). Recherches expérimentales sur la multiplication des Infusoires ciliés. (*Arch. zool. exp.* (2) vol. VI.)
1889. MAUPAS (E.). Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliés. (*Arch. zool. exp.* (2) vol. VII.)
1904. MUSGRAVE et CLEGG. Amœbas, their cultivation and étiologic significance. (*Dep. of the Interior, Bureau of Gov. Lab.* Manila XVIII.)
1909. NÄGLER (K.). Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben (*Arch. f. Protistenk.* XV.)
1907. POPOFF (M.). Dépression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. (*Arch. f. Protistenk.* Suppl. I.)
1908. POPOFF (M.). Die Gametenbildung und die Conjugation von *Carthesium polypinum* L. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. LXXXIX.)

- 1909 a. POPOFF (M.). Experimentelle Zellstudien II. Ueber die Zellgrösse, ihre Fixierung und Vererbung (*Arch. f. Zellforsch.* Bd. II.)
- 1909 b. POPOFF (M.). Experimentelle Zellstudien III, Ueber einige Ursachen der physiologischen Depression der Zelle (*Ibid.* Bd. IV.)
- 1904 a. PROWAZEK (S.). Beitrag zur Kenntnis der Regeneration und Biologie der Protozoen. (*Arch. f. Protistenk.* Bd. III.)
- 1904 b. PROWAZEK (S.). Degenerative Hyperregeneration bei den Protozoen. (*Arch. f. Protistenk.* Bd. III.)
1910. PROWAZEK (S. von). Einführung in die Physiologie der Einzelligen (*Protozoen*). Leipzig. Teubner.
1908. RESCH (I.). Die Kerntheilung und der Depressionzustand bei *Colpidium colpoda*. Stein. (*Inaug. Dissert.* München.)
1896. SAND (R.). Les Acinéliens d'eau douce en Belgique. (*Ann. Soc. belg. Microsc.* vol. XX.)
1906. SAND (R.). Etude monographique sur le groupe des Infusoires tentaculifères. (*Ibid.* T. XXIV, XXV, XXVI. Pagination citée d'après le tirage à part en 1 vol. A. Castaigne Bruxelles 1901.)
1893. SCHEWIAKOFF (W.). Ueber einige ekto- und entoparasitische Protozoen der Cyclopiden. (*Bull. Soc. nat. Moscou*, 1893, n° 1.)
1845. SIEBOLD (Th. von). Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen Thiere, Heft I.
1901. SIMPSON (J. Y.). Observations on binary Fission in the Life-history of Ciliata. (*Proc. roy. Soc. Edinb.* vol. VIII.)
1851. STEIN (F.). Neue Beiträge zur Kenntnis der Infusionsthier. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* III.)
1854. STEIN (F.). Die Infusionsthier. auf ihre Entwicklungsgeschichte untersucht (*Leipzig*).
1859. STEIN (F.). Der Organismus der Infusionsthier. I. (*Leipzig*).
1908. SWARCZEWSKY (B.). Ueber die Knospenbildung bei *Acineta gelatinosa* Buck. (*Biol. Centralbl.* Bd. XXXVIII, n° 13.)
1905. THON (K.). Ueber den feineren Bau von *Didinium nasutum*. (*Arch. f. Protistenk.* V.)
1744. TREMBLAY. Mémoire pour servir à l'histoire d'un genre de Polypes d'eau douce à bras. (*Paris*.)
1901. WALLENGREN (H.). Inanitionerscheinungen der Zelle. (*Zeitschr. f. allg. Physiol.* Bd. I.)
1905. WOODRUFF (L. L.). An experimental Study on the Life-history of Hypotrichous Infusoria (*Journ. of exp. Zool.* vol. II.)
1911. WOODRUFF (L. L.). « 2.000 generations of *Paramæcium* ». (*Arch. f. Protistenk.* Bd. XXI. 3.)

## EXPLICATION DES PLANCHES

## PLANCHE X

FIG. 1 à 14. Evolution hypertrophique et formes régressives chez *Tokophrya infusionum* (Stein) (les fig. 1 à 5 dessinées *in vivo*, les autres après coloration)  $\times 600$ .

FIG. 1. Exemplaire asymétrique à 4 faisceaux tentaculaires, 4 vacuoles contractiles et macronucléus au stade cloisonné fusiforme (20 juin 1909), suçant un *Lionotus*.

FIG. 2. Stade similaire à 2 vacuoles et noyau sphérique (même date).

FIG. 3. Exemplaire à 2 faisceaux et pôle basal hémisphérique ; 2 vacuoles pulsatiles contiguës et noyau cloisonné.

FIG. 4. Exemplaire piriforme avec faisceau supplémentaire au pôle basal, cavité embryonnaire et macronucléus fibreux.

FIG. 5. Individu sphéroïdal, à 2 faisceaux confluent mais encore distincts ; noyau sphérique.

FIG. 6. Enkystement d'un stade semblable, mais avec noyau fusiforme incurvé (après 4 jours en chambre humide).

FIG. 7. Stade à symétrie bipolaire et coque gélatineuse (Stade *Acineta* de БУСК). Dégénérescence du noyau avec vacuole chromatolytique au centre (2 juillet 1909).

FIG. 8. Stade similaire avec vacuole plus développée, envahissant le noyau entier.

FIG. 9. Enkystement à l'intérieur de la coque gélatineuse (25 juin 1909). Noyau cloisonné fusiforme (le corps s'arrondit dans la suite).

FIG. 10. Exemplaire à 2 faisceaux distincts ; noyau cloisonné fusiforme avec hypertrophie ; chromatolyse complète (2 juillet 1909).

FIG. 11. Stade à noyau hypertrophique et chromatolyse avancée (même date).

FIG. 12. Enkystement d'un exemplaire sphérique à 2 noyaux (début de chromatolyse).

FIG. 13. Stade à chromatolyse complète. Le ballon chromatique énorme n'est plus revêtu que d'une mince couche de cytoplasme (vue polaire).

FIG. 14. Même stade, vu de profil : au-dessus du noyau principal, le micronucléus.

FIG. 15 à 19. *Tokophrya quadripartita* (Cl. et L.). Exemplaires affamés ; stades dégénératifs du macronucléus, micronucléus intact ( $\times 1.500$ ).

FIG. 15. Noyau cloisonné fusiforme à microsomes vacuolaires.

FIG. 16. Noyau cloisonné fusiforme avec pôle inférieur étiré en pointe aiguë.

FIG. 17. Noyau cloisonné fusiforme étranglé en bissac.

FIG. 18. Noyau cloisonné fusiforme. Section transversale montrant les rapports de la membrane et des cloisons.

FIG. 19. Noyau très aberrant de forme rubaécée arquée, avec échancrure supérieure abritant le micronucléus (préparation totale à l'hématoxyline ferrique).

## PLANCHE XI

FIG. 20 à 34. Formes hypertrophiques chez *Paracineta patula* (Cl. et L.). Fixation au picromorphol de Bouin ; coloration au carmin boracique, puis au lichtgrün très dilué ( $\times 500$ ).

FIG. 20. Stade initial : allongement de la partie supérieure ou « colonne » ; noyau non divisé.

FIG. 21. Etranglement séparant la colonne de la base. Noyau non divisé ; une vacuole hypertrophique.

FIG. 22. Dôme apical s'isolant par un étranglement ; amitose du noyau.

FIG. 23. Colonne partagée en 3 segments distincts et montrant 3 noyaux d'un volume très inégal. Très nombreux épiparasites du genre *Pseudogenmut*. (De même pour les fig. 20, 26, 29, 30 bis, et 32.)

- FIG. 24. Exemplaire composite (parent + embryons développés *in situ*), avec 3 dômes tentaculaires superposés, celui du haut étant lui-même en bourgeonnement.
- FIG. 25. Loge vidée montrant le « plancher » de la loge.
- FIG. 26. Colonne très haute à 3 segments; noyau du bas en amitose.
- FIG. 27. Amitose fibrillaire du noyau sans division du protoplasme.
- FIG. 28. Colonne à 3 segments, celui du haut à 2 noyaux, celui du bas avec noyau rudimentaire et le médian anucléé.
- FIG. 29. Exemplaire à colonne allongée et noyau fragmenté, les 2 parties de ce dernier demeurant l'une et l'autre basales.
- FIG. 30. Colonne segmentée en 3 parties avec distribution très inégale des fragments nucléaires.
- FIG. 30 bis. Noyau ayant subi l'amitose régulière avec début d'étranglement du corps cytoplasmique.
- FIG. 31. Individu normal avec bourgeon non libéré développé *in situ*.
- FIG. 32. Individu à colonne hypertrophique, ayant formé un embryon qui demeure anucléé, le noyau du parent ayant fusé dans le cytoplasme.
- FIG. 33. Autre exemplaire à colonne hypertrophique et segmentée; noyau étiré en massue, avec gros nucléole de dégénérescence (voir aussi fig. 23 et 32). A sa droite, le micronucléus également en régression.
- FIG. 34. Individu normal surmonté d'un embryon non libéré à développement hypertrophique; 1 nucléole vacuolaire expulsé du noyau, chez le 2<sup>e</sup> individu.



LA CINÉMATOGRAPHIE DU  
DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE  
DE L'OURSIN

(*PARACENTROTUS LIVIDUS* Lk.)

et ses applications à la mécanique  
de la segmentation

PAR

M<sup>lle</sup> L. CHEVROTON

Préparateur à l'Ecole des Hautes Etudes (Collège de France)

ET

FRED VLÈS

Préparateur au Laboratoire de Roscoff

---

I. Introduction

On sait que nous ne pouvons nous rendre compte directement du processus d'un phénomène mécanique que dans des limites relativement étroites, déterminées par certaines constantes de notre appareil visuel. Si le mouvement est trop rapide il nous est impossible, par suite de la persistance des impressions rétinienne, de discerner les différentes phases et les détails des phénomènes; si au contraire le mouvement est trop lent, nous sommes limités par l'impossibilité de rester, au delà d'un temps assez court, dans les conditions physiologiques et psychologiques nécessaires pour une observation rigoureuse: la double fatigue oculaire et cérébrale conduit très vite l'observateur à des appréciations irrégulières et inc-

gales dans les divers instants de l'examen. En outre, beaucoup de modifications de détail lui échappent, insensibles parce qu'elles sont trop lentes ; d'un stade à un autre, il ne peut se souvenir des caractéristiques des images avec assez de précision pour formuler des comparaisons efficaces entre deux états successifs. Dans la plupart des cas, nous ne conservons donc de la loi du mouvement observé que la notion de son sens général, et des éléments intimes de celui-ci que ceux évoluant entre certaines limites de temps relativement restreintes ; nous ne retenons par conséquent des faits qu'une impression tronquée et déformée par rapport à la réalité.

Du fait de ces insuffisances auxquelles nous contrainst la constitution même de nos organes des sens, découlent l'intérêt et la nécessité des méthodes d'enregistrement ; on sait en particulier quels services a rendus à ce point de vue la cinématographie dans l'observation des mouvements qui sont en dehors de notre pouvoir d'analyse directe.

L'emploi scientifique de la cinématographie conduit à l'application de deux méthodes absolument opposées, selon l'ordre de vitesse des phénomènes à étudier ; ces deux méthodes ont pour but, en utilisant les propriétés bien connues de réversibilité de cinématographie, de ramener dans nos limites de perception normale, par une déformation appropriée dans le temps, les phénomènes qui se passent au delà ou en deçà de ces limites de perception.

En effet, si nous cinématographions un mouvement rapide avec un intervalle de temps  $t$  entre deux prises de vue successives, et si ensuite nous projetons le film de telle façon que l'intervalle de temps compris entre la projection de deux images soit  $nt$ , nous allons en quelque sorte *étaler* le phénomène, et nous ralentirons sa vitesse dans le rapport  $1/n$ . Nous avons en somme changé l'échelle de l'une des coordonnées du phénomène sans modifier les autres, et fait varier les abscisses de la courbe du mouvement en conservant des ordonnées identiques.

Inversement si l'intervalle des vues, lors de l'impression



du film, est  $t$ , et si nous diminuons à la projection cet intervalle, soit  $t/n$ , nous allons multiplier par  $n$  la vitesse apparente du phénomène, et au lieu de l'étaler nous allons le *condenser*. Il en résulte que des détails qui, dans la réalité, sont insensibles à l'œil parce qu'ils se passent dans un temps trop long, peuvent être ainsi ramenés aux limites convenables nécessaires pour l'observation. Il y a lieu de remarquer à ce propos que cette déformation de la réalité est précisément inverse de celle de ce que l'on obtient par l'examen oculaire direct. Ce que nous recueillons sur le film, ce sont les transformations à grande amplitude, à période lente, celles qui échappent nécessairement dans l'observation oculaire; par contre, les petites modifications brusques et rapides susceptibles de s'être produites dans l'intervalle de deux prises d'images successives peuvent nous échapper dans leurs détails, et nous n'en constatons sur le film que la sommation. Or, ce sont précisément ces seuls détails que l'œil était capable de saisir dans le phénomène lent à l'exclusion des autres.

Cette propriété de la cinématographie lente, qui revient à sélectionner tous les détails habituellement invisibles en négligeant ceux qui sont d'observation courante, exagère encore l'intérêt de cette méthode.

## II. Historique.

On connaît les développements que la première méthode a fournis sous l'impulsion de Marey, dans de nombreuses recherches sur la locomotion animale et divers problèmes de physiologie, de mécanique appliquée, etc.

La seconde méthode, la cinématographie lente, a été beaucoup moins utilisée; elle a été indiquée par Marey, qui la fit employer, il y a quelques années, pour l'éclosion d'une fleur de *Volubilis*; plus tard, Le DANTEC (1) (1897) mentionnait son intérêt au double point de vue de la recherche et de l'enseigne-

(1) Le DANTEC, *Le Déterminisme Biologique* (1897).

ment. PIZON et BULL (1) (1904) l'ont appliquée à l'étude du bourgeonnement d'une colonie de Botrylles, CARVALLO (2) (1907) à l'examen des phénomènes de la digestion chez la Grenouille ; enfin presque simultanément le Dr RIES (3) (1909) et nous-mêmes (1909) (4) avons employé la cinématographie microscopique lente pour l'étude du développement embryonnaire de l'Oursin.

Les expériences du Dr RIES, faites à l'Institut Marey puis au laboratoire de Banyuls, ont fourni un film qui représente la segmentation de l'Oursin depuis la fécondation jusqu'à l'apparition de la cavité de segmentation ; les photographies étaient prises à raison de 7 par minute. Les images obtenues sont fort belles, si l'on en juge par la planche du mémoire de Ries, mais il n'est pas sûr que l'auteur ait complètement résolu le problème. Il ne suffit pas en effet d'obtenir sur une même bande les photographies successives des phases d'un phénomène, il faut encore que l'opération soit réversible, c'est-à-dire que les projections donnent une impression suffisante de continuité ; nous n'avons pas vu d'ailleurs projeter le film du Dr Ries, mais d'après diverses expériences que nous avons faites pour déterminer la bonne valeur de l'intervalle des prises de vues, nous avons été amenés à conclure que celle employée par Ries, est un peu trop grande, et il est probable que des discontinuités sont sensibles à la projection de son film.

### III. Technique.

Les appareils de cinématographie microscopique sont ceux décrits antérieurement par le professeur FRANÇOIS-FRANCK (5)

(1) PIZON. Une nouvelle application de la Chronophotographie : la biotachygraphie (*Congrès Zoologique Berne* 1904).

(2) CARVALLO. Congrès de Physiologie, Heidelberg 1907.

(3) RIES, Kinematographie des Befruchtung und Zellteilung (*Arch. f. Mikros. Anatom. und Entwicklung*, 1909).

(4) Mlle L. CHEVROTON et F. VLÈS. La cinématique de la segmentation de l'œuf et la chronophotographie du développement de l'Oursin (*C. R. Ac. Sc.* 8 novembre 1909).

(5) FRANÇOIS-FRANCK. Note générale sur les prises de vues instantanées microphotographiques, *C. R. Soc., Biologie* 1907, LXII, p. 637.

(1907) et par l'un de nous (1909) (1) avec quelques additions nécessitées par le nouveau problème.

Un banc d'optique de Zeiss (BZ) (fig. 1) supporte tout l'appareil d'éclairage : arc voltaïque à régulateur (Arc) de 20 à 50 ampères sur continu ; condensateurs divers ( $L^1L^2$ ) ; chambre

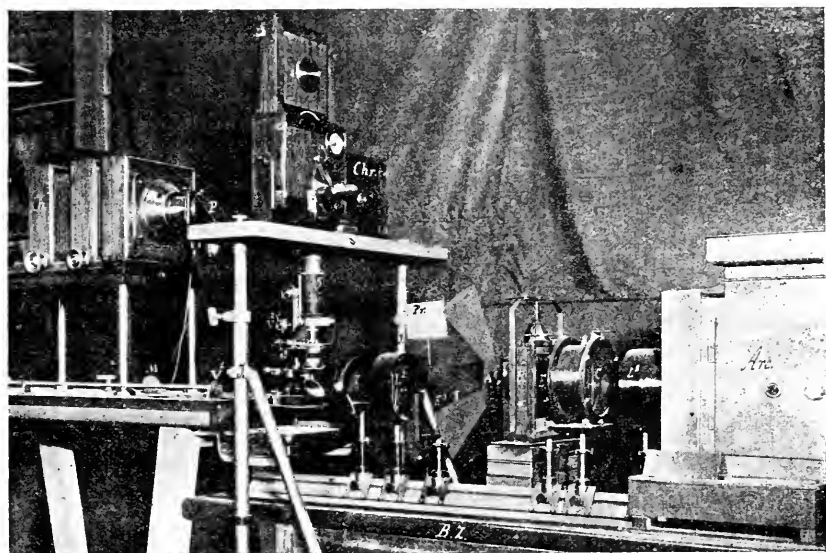


FIG. 1. — Dispositif pour les prises de vues microcinématographiques.  
(Détail dans le texte.)

à eau (C'), obturateur rapide à rideau (E), cadre pour écrans d'absorption (E'), diaphragme à iris (I).

Un statif de Zeiss (S) est fixé dans la *position verticale* sur le support général de la chambre (Ch.) qui est indépendante du banc d'optique ; l'appareil chronophotographique (Chr.) est lui-même mis en relation directe par un tube télescopique avec le statif, pour éviter toute perte de lumière, ce qui nous a paru constituer ici une condition essentielle. La figure montre l'appareil disposé pour les prises de vues chronophotographiques, la chambre qui sert aux agrandissements

(1) L. CHEVROTON. Dispositif pour les instantanés et la chronophotographie microscopique  
C. R. Soc. Biologie 1909.

étant rejetée vers la gauche en dehors de la ligne axiale du statif.

Les jambes de force (J) qui soutiennent et immobilisent l'appareil clironophotographique sont repérées de façon à permettre de fixer rapidement la surface sensible du film à la distance convenable, que l'on travaille sans oculaire ou avec l'oculaire exigeant une distance minima de 24 centimètres entre son appui et la surface sensible. Un micromètre objectif, photographié une fois pour toutes pour chacune de ces

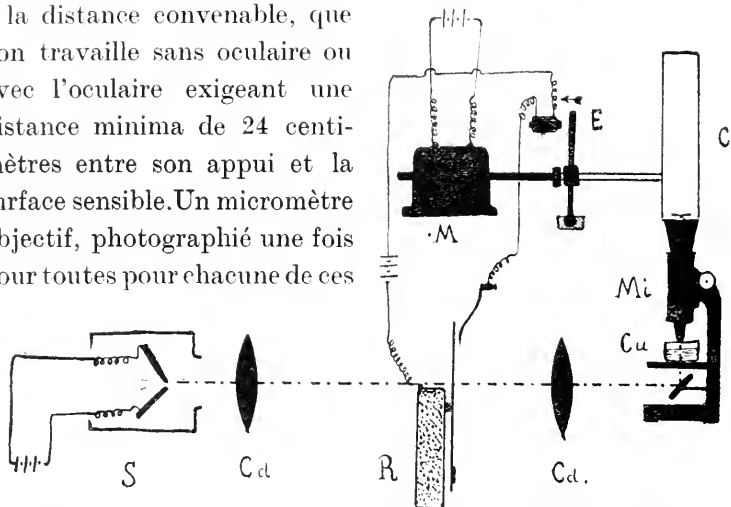


FIG. 2. — Schéma des principales connexions de l'appareil de microcinématographie lente.  
*M*, moteur; *Mi*, microscope; *E*, embrayage électromagnétique; *C*, cinématographe;  
*Cu*, cuve à embryons; *Cd Cd*, condensateurs; *R*, régulateur de Foucault; *S*, source.

distances, précise chaque grossissement. Un prisme recueille l'image formée sur cette pellicule, et la renvoie au dehors au travers d'une loupe fixée dans une fenêtre latérale ménagée à cet effet : nous pouvons ainsi, grâce à ce dispositif imaginé par l'un de nous (1), mettre au point et, dans certains cas, suivre le mobile et l'accompagner même dans ses déplacements latéraux ou en profondeur, pendant toute la durée de la prise de vues.

Le dispositif spécial pour les prises lentes était constitué de la manière suivante : un régulateur de Foucault, manœuvrant un obturateur à ailettes placé entre la source lumineuse (arc ou lampe Nernst) et les embryons, et protégeant ceux-ci contre

(1) L. CHEVROTON, C. R. Soc. Biologie 1909.

la lumière dans les intervalles des poses, commandait électromagnétiquement, au moyen de contacts disposés sur les ailettes, l'embrayage de l'axe du cinématographe sur un moteur électrique à mouvement continu ; le réglage était tel que pen-

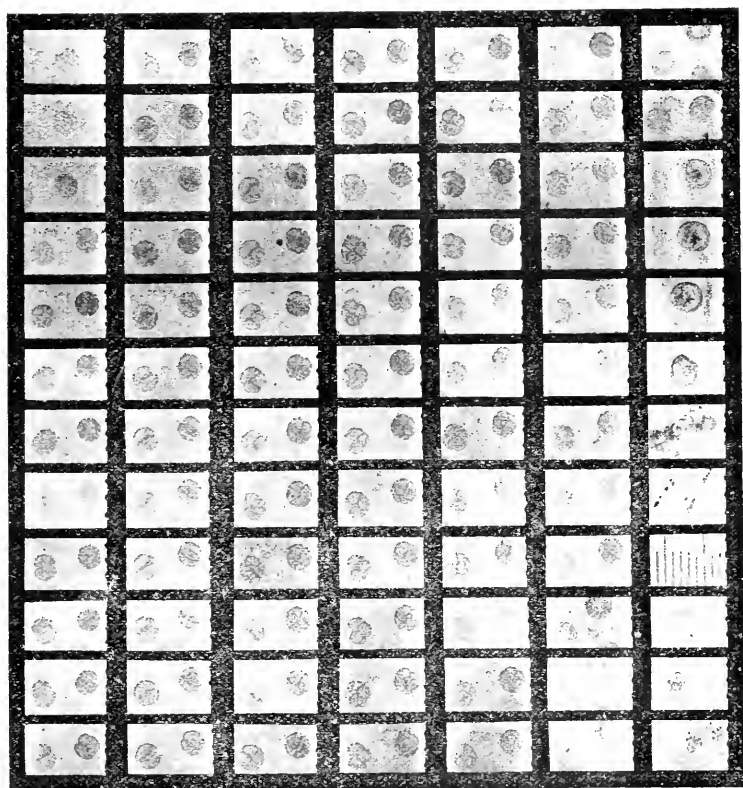


FIG. 3. — Fragments du film n° 1. Segmentation et formation de la larve, depuis l'œuf vierge jusqu'au Pluteus. Le grossissement est le même pendant toute la série, sauf dans les trois dernières images où le Pluteus, trop grand pour être entièrement contenu dans le champ photographique, est cinématographié à une échelle plus réduite. Micromètre au 1/100<sup>e</sup> de millimètre.

dant le temps très court où le flux lumineux venait atteindre les embryons, l'obturateur propre du cinématographe se démasquait, et le film était impressionné. Le schéma ci-joint donne, sans qu'il soit besoin d'explications supplémentaires, les principales connexions du dispositif.

Après un certain nombre d'essais préliminaires, nous avons obtenu trois films représentant chacun l'ensemble du développement depuis la fécondation jusqu'à la larve libre ; dans le premier film (fig. 3) l'intervalle entre les prises de vue a été de trois secondes depuis la fécondation jusqu'à l'apparition de la cavité de segmentation, puis porté à sept secondes à partir du début de la formation de cette cavité jusqu'à la larve libre.

A partir de ce stade où l'embryon est mobile, le dispositif des prises lentes était évidemment inapplicable ; nous nous sommes contentés de recueillir les séries de vues de stade en stade et jusqu'au Pluteus inclusivement avec une grande vitesse suivant les méthodes usuelles.

Les deux autres films ont été obtenus avec un intervalle d'images de quatre secondes pour toute la durée de l'évolution, depuis la fécondation jusqu'à la rupture de la coque ; ces films enregistrent l'éclosion.

Les œufs non fécondés étaient pris dans l'ovaire et dispersés d'abord par agitation dans un grand bocal d'eau de mer ; quelques pipetées de cette eau chargée d'œufs étaient prélevées et transportées dans un petit cristalliseur d'une capacité de 40 cc. environ placé sur la platine du microscope. De cette façon, on évitait une agglomération d'œufs dans le champ photographique.

Pendant toute la durée de l'expérience la température du liquide dans le cristalliseur se conservait au voisinage de 17° ; dans ces conditions les œufs pouvaient évoluer normalement.

Une des principales difficultés parmi celles qui dépendent moins de l'expérimentation elle-même que de la patience de l'expérimentateur, réside dans l'apparition de courants de convection qui créent de véritables remous dans la préparation. Il faut souvent un temps très long pour obtenir des œufs absolument immobiles dans le champ, et c'est seulement quand toutes les garanties de stabilité sont acquises qu'on

peut procéder à la fécondation par addition de sperme dilué.

A titre d'exemple nous indiquerons que le dernier de nos films, de la fécondation à l'apparition de la cavité de segmentation, comporte 54 mètres ; à partir du début de la cavité de segmentation jusqu'aux premiers mouvements dans la coque, 67 mètres ; et enfin, depuis les premiers mouvements jusqu'à la

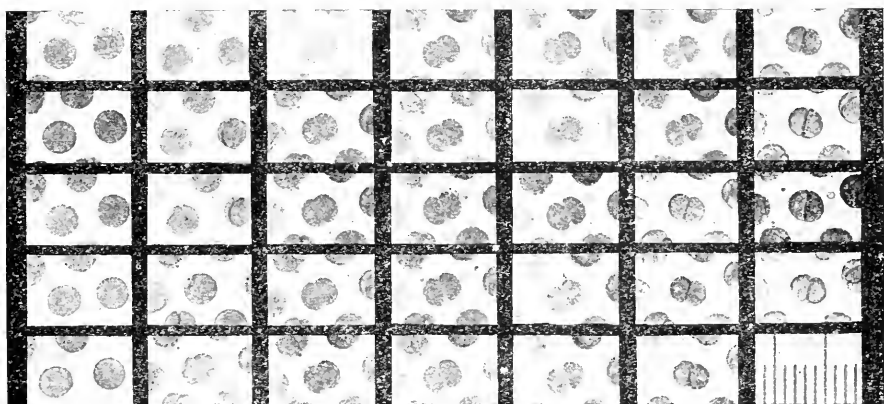


FIG. 4. — Fragments d'un film incomplet, montrant diverses phases de la première division.  
Micromètre au 1/100<sup>e</sup> de millimètre.

larve libre, 26 mètres. Ces longueurs évaluées en temps et à raison de 53 images par mètre représentent :

De la fécondation au début de la cavité de segmentation : 3 heures.

De la cavité de segmentation aux premiers mouvements de la blastule : 3 h. 40.

Des premiers mouvements de la blastule jusqu'à sa mise en liberté : 1 h. 20.

Ces chiffres, bien entendu, ne se rapportent qu'au film en question ; on sait qu'ils sont sujets à variations assez importantes suivant les conditions du développement, et les divers films ne correspondent pas à des valeurs comparables ; les temps ci-dessus représentent même un minimum pour les Oursins de Roscoff.

#### IV. Interprétation des films au point de vue de la mécanique de la segmentation.

Diverses remarques intéressant la mécanique cytologique peuvent être relevées sur nos films; leur discussion détaillée devant être faite dans un mémoire ultérieur, nous n'en résumerons ici que trois points principaux :

- 1° Les mouvements relatifs de différents blastomères ;
- 2° Les mouvements intrinsèques des blastomères ;
- 3° Les variations de volume de l'embryon au cours de la segmentation.

##### 1° MOUVEMENTS RELATIFS DES DIFFÉRENTS BLASTOMÈRES.

On remarque à l'examen du film l'étroite intimité qui paraît régner entre l'allure de tous les mouvements relatifs des blastomères et les phénomènes bien connus de la cinématique et de la dynamique capillaires. On sait que la comparaison statique de divers stades de la division de l'œuf avec les figures d'équilibre de certains systèmes capillaires (groupement de bulles de savon, gouttes d'huile) a été esquissée par plusieurs auteurs (Driesch (1), Errera (2), Roux (3), surtout Robert) (4) ; cette comparaison paraît devoir être étendue au point de vue cinématique.

Dans la segmentation *raccourcie* que montre le cinématographe, on constate que les mouvements relatifs des blastomères sont *brusques*, séparés par de longs intervalles d'immobilité ; les mouvements suivent immédiatement l'apparition d'un nouveau blastomère qui rompt l'équilibre du système, et celui-ci tend, par un remaniement rapide pouvant intéresser tous les blastomères, à un nouvel équilibre stable. L'analogie avec les mouvements d'un groupe de bulles d'air réunies à la surface d'un liquide, au moment de l'introduction d'une nouvelle bulle

(1) DRIESCH, Betrachtungen über die Organisation des Eies (*Arch. f. Entwicklungsmechanik*, 1897).

(2) ERRERA, Sur une condition fondamentale d'équilibre des cellules vivantes (*Comptes rendus*, 1886) ; Physiologie moléculaire, 1903-1907 (*Institut botanique*, Bruxelles).]

(3) ROUX, Ueber die Bedeutung geringer Verschiedenheiten der relativen Grösse der Furchungszellen (*Arch. f. Entwicklungsmechanik*, 1897).

(4) ROBERT, Développement des Troques (*Arch. Zool. exp.*, 1903).



dans le groupe, est frappante. Il est facile de constater dans la plupart des cas que, dans le stade final d'équilibre stable, un blastomère vient se trouver en rapport avec les blastomères voisins suivant les conditions de stabilité maxima, chaque cellule étant en contact au moins avec trois autres et ayant par conséquent au moins trois surfaces d'appui. L'équilibre avec appui sur deux cellules seulement ne se trouve que dans les premiers stades (quatre blastomères), où d'ailleurs les cellules très grandes se déforment considérablement et viennent s'appuyer les unes sur les autres par de très larges surfaces.

La membrane enfin paraît jouer un rôle capillaire assez considérable, ainsi qu'on s'en rend compte au basculement brusque de tout l'embryon qui accompagne quelquefois l'apparition de certains blastomères (stade II).

Rien ne paraît montrer que des forces autres que les forces capillaires viennent régir les rapports réciproques des blastomères, tout au moins jusqu'au début de la blastulation.

2<sup>o</sup> MOUVEMENTS INTRINSÈQUES DES BLASTOMÈRES. — Indépendamment de tout changement de position par rapport aux blastomères voisins, une cellule peut présenter des modifications de forme extrêmement intéressantes. Ces mouvements sont surtout visibles dans les premiers stades, où ils précèdent la division de la cellule ; ils consistent en légères oscillations d'élongation de la part de la cellule qui va se segmenter, élongations plus ou moins régulières dont la dernière se termine par la rupture en deux masses. Ce sont des oscillations croissant jusqu'à dépasser un état d'équilibre stable. Elles sont souvent accompagnées de remous protoplasmiques. Il est à noter que ces oscillations sont seulement visibles lorsque le film est projeté à une très grande vitesse, ce qui laisserait à penser que dans la réalité leur période est peut-être de l'ordre de plusieurs minutes ; il n'est pas impossible toutefois que la période propre du cinématographe ait stroboscopé des oscillations de périodes inférieures à la minute. Cette hypothèse de la stroboscopie peut être mise en relation avec le fait que les

oscillations sont plus nettes sur notre premier film (intervalle des images trois secondes) que sur les derniers (intervalle quatre secondes) où cependant un œil exercé peut les reconnaître sans trop de difficulté ; or, on sait que l'image d'un phénomène oscillatoire stroboscopé par un autre tend vers l'immobilité, lorsque les périodes des deux mouvements deviennent une harmonique exacte l'une de l'autre.

Bien entendu ces déformations ne sont pas des illusions dues à des variations périodiques de la mise au point du microscope, ainsi que nous avons pu nous en assurer par la méthode des franges de Becke.

Les oscillations des blastomères en segmentation doivent s'interpréter comme une variation alternative du champ de forces producteur du phénomène, condition dont les théories de la division cellulaire devront désormais tenir compte.

3<sup>o</sup> VARIATIONS DE VOLUME DES BLASTOMÈRES ET DE L'EMBRYON. — Les mesures prises sur les films peuvent enfin nous donner diverses approximations sur les variations de surface et de volume de l'embryon. On sait que les unes et les autres soulèvent des problèmes importants relativement aux échanges d'énergie et aux modifications moléculaires dont l'œuf est le siège pendant sa segmentation.

Le premier qui, à notre connaissance, ait effleuré cette question est SPAULDING (1). Cet auteur effectuait des mensurations sur l'œuf d'*Arbacia*, avant et après sa division en deux blastomères ; mais malheureusement les mesures ne dépassaient pas le stade II, et c'est au moyen d'une simple extrapolation que Spaulding admettait la constance probable du volume pendant les stades suivants, moins facilement abordables aux mesures directes. Le procédé de calcul de Spaulding consistait à assimiler les blastomères à des ellipsoïdes de révolution dont les axes étaient les moyennes de plusieurs mesures prises sur divers embryons. Spaulding concluait de ses mesures que pendant la première division, la surface augmente et le volume reste constant.

(1) SPAULDING, The energy of segmentation. (*Journ. of Zool.* IV, 1907.)

Sur des agrandissements photographiques de nos films, il nous est possible de poursuivre commodément les mesures des blastomères, plus loin que n'a pu le faire Spaulding. Nous avons employé comme cet auteur le procédé de blastomère moyen, mais en séparant les embryons, c'est-à-dire en n'établissant la moyenne qu'entre les divers blastomères d'un même embryon, et en poursuivant les mesures parallèlement

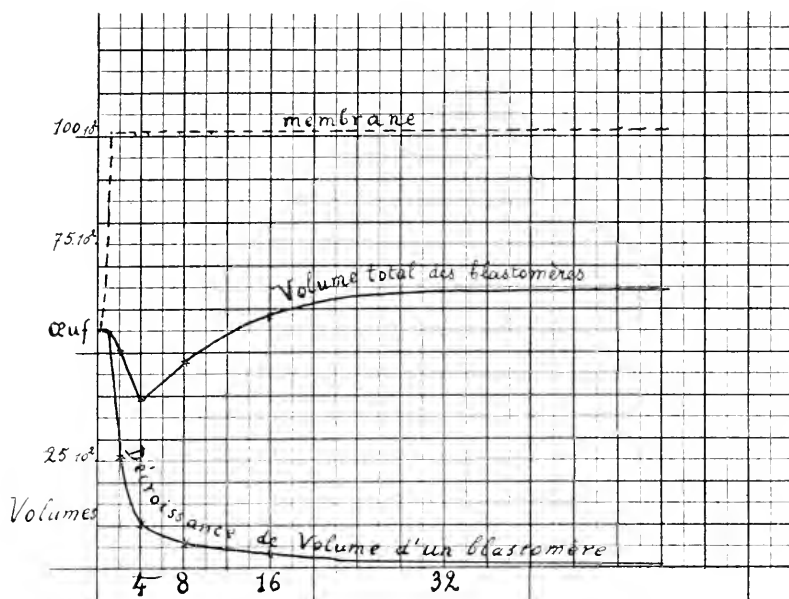


FIG. 5. — Variations de volume de la membrane, d'un blastomère, de la somme des blastomères pour un des embryons.

en guise de contrôle sur des embryons différents. Nous avons assimilé le blastomère moyen à un ellipsoïde irrégulier dont les axes sont respectivement le plus grand, le plus petit et le moyen des axes principaux des blastomères de l'embryon ; ceux-ci se projetant en effet sur la photographie, dès qu'ils sont quelque peu nombreux, suivant des aspects très variés, il est possible d'entrevoir les diverses sections principales.

Si  $d_g$ ,  $d_p$ ,  $d_m$  sont les diamètres du blastomère suivant les trois axes principaux, et  $n$  le nombre de blastomères de l'embryon,

le volume total de celui-ci sera donc exprimé par la formule

$$V = n \frac{4}{3} \pi \frac{d_p}{2} \frac{d_m}{2} \frac{d_g}{2} = \frac{n}{6} \pi d_p d_m d_g$$

Pour la blastule, la mesure de volume se fait plus simplement en retranchant, du volume total de l'embryon, le volume de la cavité de segmentation.

Les résultats de cette étude se résument ainsi :

1° *Formation de la membrane.* — Sur notre matériel, l'œuf lui-même conserve, avant et après la formation de la membrane, un volume sensiblement constant ; les photographies des deux stades sont entièrement superposables à ce point de vue. Au contraire la membrane s'écarte nettement de l'œuf invariable, et subit donc une augmentation de volume interne assez considérable. Ce mode de formation de la membrane n'est d'ailleurs pas un fait nouveau, il a été discuté notamment par HORST (1) (1893) et LOEB (2) (1909).

2° *Variations de volume des blastomères.* — Les agrandissements photographiques des films qui nous ont servi pour les mesures montrent des œufs d'un diamètre d'une vingtaine de millimètres environ, 7 à 800 fois par conséquent le diamètre réel des œufs. La loi de variation des volumes étant seule intéressante à mettre en évidence pour l'instant et la connaissance des volumes absolus, qui n'est point indispensable pour cela, ayant dû exiger de longs calculs de réduction, nous avons simplement évalué des volumes en unités arbitraires d'après les dimensions en millimètres de nos images photographiques agrandies. Nous nous contentons d'indiquer que les volumes réels de l'œuf sont aux volumes arbitraires qui nous ont servi de base, et qui sont portés aux tableaux ci-joints, approximativement dans le rapport de  $1/5.10^8$ .

Les variations de volume, dans la limite des approximations qui nous sont permises, sont les suivantes :

A) Il est d'observation banale que les blastomères décrois-

(1) HORST (*Biolog. Centralb.*, 13, 1893).

(2) LOEB, *Die chemische Entwicklungserregung*, 1909, p. 295-297.

sent de volume au cours de la segmentation ; la courbe ci-jointe (fig. 5) donne l'allure du phénomène ; on y voit que la décroissance de volume est beaucoup plus rapide dans les premiers stades que dans les autres.

#### B) Variations du volume total de l'embryon.

Le volume total de l'embryon commence par diminuer légèrement, d'une manière plus ou moins accentuée suivant les embryons, jusqu'aux environs du stade IV. On sait que Spaulding admettait la constance de volume : cependant les mesures qu'il donne marquent une légère diminution de volume au stade II, diminution qu'il a évidemment considérée comme rentrant dans l'approximation de ses mesures.

A partir du stade IV et jusqu'au début de la blastulation, le volume total des cellules est au contraire en augmentation et dépasse même finalement le volume initial de l'œuf. Ou bien l'embryon s'est accru par apport de molécules étrangères ayant pénétré à travers la membrane — de l'eau par exemple, — ou bien sa substance a subi une modification physique augmentant son propre volume moléculaire ; des mesures de densité, encore à l'étude, pourront peut être nous renseigner sur ce point important (1).

Le tableau I et la courbe ci-dessus (fig. 5), indiquent les résultats principaux des mesures pour un des embryons.

	Volume moyen (2) d'un blastomère	Volume total des cellules de l'embryon	Volume de la membrane
Avant la formation de la membrane.....		55.10 <sup>2</sup>	
Après la formation de la membrane.....		55.	102.10 <sup>2</sup>
Stade II.....	26.10 <sup>2</sup>	52.	102.
Stade IV.....	10.	40.	102.
Stade VIII.....	6.	48.	102.
Stade XVI.....	3,7	59.	102.
Début de la blastul.....	0,8	65.	102.

(1) Nous rappelons que d'après LYON (*Archiv für Entwickl. Mechanik* 1907), la densité des œufs d'*Arbacia* ne varierait pas pendant la segmentation, ce qui rendrait plus probable la seconde hypothèse.

(2) (Volumes exprimés en millimètres cubes, environ 5. 10<sup>2</sup> fois plus grands que les volumes réels de l'embryon).

### V. Parthénogénèse expérimentale.

Après avoir obtenu la cinématographie du développement de l'œuf d'oursin fécondé naturellement, il eût pu être extrêmement intéressant, à titre comparatif, d'effectuer la même opération sur la segmentation de l'œuf d'oursin parthénogénétique. On sait en effet que la segmentation obtenue sous l'effet de réactifs qui provoquent la parthénogénèse, se présente suivant un type différant beaucoup de celui de l'œuf fécondé par un spermatozoïde. Au lieu d'un étranglement équatorial divisant l'œuf en deux blastomères, se produit un sillon unilatéral ressemblant au début de certaines segmentations d'œufs méroblastiques; ce sillon s'étend vers le centre de l'œuf, s'y bifurque en Y, et aboutit finalement à la séparation simultanée de trois blastomères. A ce stade III, qui succède normalement au stade I dans l'œuf parthénogénétique, fait suite un stade IV, le plus gros des trois blastomères s'étant subdivisé seul; et à partir de ce stade IV la segmentation se poursuit suivant le même type que l'œuf fécondé naturellement.

Malheureusement les expériences de cinématographie sur la segmentation parthénogénétique ont abouti à un échec assez inattendu.

Nous avons fait de nombreux essais sur des œufs que nous avait confiés M. le Professeur Delage et qu'il avait traités par sa méthode bien connue du tannin-ammoniaque.

Alors que des œufs parthénogénétiques témoins, traités par les mêmes réactifs et laissés dans les conditions courantes du laboratoire, se développaient normalement, les œufs placés sur la platine du microscope présentaient au contraire des phénomènes anormaux de dégénérescence que nous avons cru devoir attribuer à l'action de notre source lumineuse.

La segmentation de ces œufs commençait bien suivant le type normal de l'œuf parthénogénétique, mais elle s'arrêtait à des stades très précoces, le plus souvent même avant l'achève-

ment du sillon en Y, et les blastomères ébauchés se refusionnaient en une masse indistincte par régression des sillons. On sait d'ailleurs que des phénomènes de refusionnement de blastomères ont été déjà signalés pour des embryons placés dans des conditions quelque peu pathologiques (voir par exemple Lillie (1)).

Le plus intéressant est que quelquefois, les embryons à blastomères refusionnés, formant une petite masse sphérique absolument analogue à l'œuf initial, étaient capables, soit après un certain repos à l'obscurité, soit même spontanément dans les conditions précédentes, de recommencer à se segmenter d'eux-mêmes sans nouveau traitement par un réactif quelconque. Mais cette fois le type de segmentation était différent. Au lieu du sillon en Y caractéristique de l'œuf parthénogénétique, on obtenait un sillon équatorial complet, analogue à celui de l'œuf fécondé, et aboutissant à un stade II ; sans qu'il nous soit possible d'affirmer la généralité du phénomène, nous avons observé sur plusieurs de ces œufs que le sillon de cette seconde segmentation était perpendiculaire au plan du sillon de la division abortive précédente.

Quoique la chose ne soit pas nettement démontrée, il est probable que le refusionnement des blastomères n'a porté que sur le cytoplasme, et que les centres énergétiques nucléaires restés distincts, ont déterminé la loi de la seconde segmentation.

Cette deuxième segmentation ne se poursuivait d'ailleurs jamais loin, et dès le stade IV ou VIII, les blastomères étaient en complète dégénérescence.

L'œuf parthénogénétique s'est donc montré beaucoup plus fragile que l'œuf fécondé en présence des conditions expérimentales.

Nous avons essayé d'améliorer celles-ci en diminuant autant qu'il était compatible avec les nécessités photographiques, l'intensité du flux lumineux, mais le résultat n'a guère été

(1) LILLIE. Fusion of blastomeres and nuclear division without cell-division in solutions of non electrolytes. *Biological Bulletin*, IV, 1903.

amélioré. Au moyen d'écrans colorés, nous avons alors tenté de déterminer, *grosso modo*, la nocivité relative des diverses régions du spectre : la région moyenne, (vert Zetnow 5.400-5.700 Å) s'est montrée la moins active, et la segmentation a pu s'y poursuivre beaucoup plus loin que dans le rouge ou le violet par exemple ; mais nous nous sommes alors trouvés en présence d'impossibilités photographiques, la moindre sensibilité de nos émulsions pour ces radiations exigeant des poses énormes pendant lesquelles l'œuf pouvait subir des modifications importantes.

Nos expériences cinématographiques ont donc dû se borner à enregistrer sur les films toutes ces variations, la première segmentation normale du type parthénogénétique, les refusionnements des blastomères et la deuxième segmentation d'un caractère plus exceptionnel.

On en trouvera Pl. XVII. les principaux stades, extrêmement intéressants en raison des conditions spéciales qu'ils représentent.

Au point de vue théorique, de nombreux enseignements seraient à tirer de ces phénomènes : en effet la force qui, mise en action par le réactif parthénogénisant, produit la segmentation de l'œuf, subsiste encore et est capable de se manifester après avoir été inhibée pendant un temps assez long par une action probablement photochimique, et sans nouvel emploi du réactif parthénogénisant.

Nous reviendrons sur la théorie de ces faits lorsque nous aurons achevé un certain nombre d'expériences complémentaires encore en cours.

(1) Qu'il nous soit permis, en terminant ce travail, d'exprimer toute notre gratitude à M. le Professeur Delage, grâce au bienveillant appui duquel nous avons pu organiser à Roscoff ces expériences délicates, qui ont nécessité la mise en état d'un véritable laboratoire spécial ; à M. le Professeur François-Franc, qui a bien voulu nous prêter son dispositif complet de micro-cinématographie ; à la Société des Etablissements Gaumont, à la libéralité de laquelle nous devons d'avoir pu mener jusqu'au bout ces recherches dispendieuses ; enfin, à la Société des Amis de l'Université et à S. A. le Prince R. Bonaparte, qui après avoir eu connaissance des débuts de nos recherches nous ont offert les moyens de présenter nos résultats au Congrès Zoologique de Graz.



**EXPLICATION DES PLANCHES**

Toutes les figures se rapportent au développement du *Paracentrotus lividus*.

## PLANCHES XII à XVI

Fragments du film n° 3, grossis trois fois.

Pl. XII. Formation de la membrane.

Pl. XIII, XIV, XV. Segmentation.

Pl. XVI. Ecllosion de la blastule. Gastrule âgée.

## PLANCHE XVII

Trois premières figures : film n° 3 (suite). Pluteus au même grossissement et Pluteus réduit.

Dernières figures : fragments du film n° 4, grossis trois fois. Segmentation de l'œuf parthénogénétique de *Paracentrotus lividus*. La + est en face du début de sillon de l'embryon intéressant.



# BIOSPEOLOGICA

XXII <sup>(1)</sup>

## ACARI

(FIRST SERIES)

BY

IVAR TRÄGÅRDH. D. Sc. F. E. S.

Experimentalfältet, Sweden.

### Table of Contents

	Page
Introductory notes. . . . .	520
On Terminology employed etc. . . . .	521
Systematic Part. . . . .	523
Fam. <b>Parasitidae</b> . . . . .	523
Sub-fam. PARASITINAE (p. 523). <i>Pergamasus crassipes</i> var. <i>longicornis</i> (p. 523). <i>Eugamasus magnus</i> . var. <i>cavernicola</i> (p. 524). <i>Eugamasus omphalus</i> (p. 529). <i>Eug. cornutus</i> var. <i>pygmaea</i> (p. 533). <i>Eugamasus nircus</i> (p. 536). <i>Gamasoides armatus</i> (p. 545). <i>Euryparasitus terribilis</i> . (p. 549). <i>Holostispis eugubundus</i> (p. 555). <i>Cyrtolaelaps transisalae</i> (p. 557). <i>Pachylaelaps pecti-</i> <i>nifer</i> (p. 560). <i>Protolaelaps brevispinosus</i> (p. 563). <i>Haemogamasus hirsutus</i> . . . . .	576
Sub-fam. LAELAPTINAE. <i>Eulaelaps arcuatus</i> (p. 577). <i>Hypoaspis aculeifer</i> . . . . .	579
Sub-fam. DERMANYSSINAE. <i>Liponyssus lepidopeltis</i> (p. 581). <i>L. spinosus</i> . . . . .	583
Sub-fam. SPINTURNICINAE. <i>Spinturnix murinus</i> . . . . .	583
Sub-fam. ZERCONINAE. <i>Zercon</i> (?) sp. . . . .	585
Sub-fam. UROPODINAE (p. 586). <i>Urosejus acuminatus</i> (p. 587). <i>Urodinychus Kramerii</i> (p. 592). <i>Urodiseella adreana</i> . . . . .	602
Fam. <b>Oribatidae</b> . . . . .	606
Sub-fam. ORIBATINAE. <i>Ceratozetes maximus</i> var. <i>Jeanneli</i> . . . . .	606
Sub-fam. NOTASPIDINAE. <i>Licetulus coracinus</i> var. <i>Ricoitiae</i> (p. 607). <i>Dammsoma denticulatum</i> . . . . .	607
Sub-fam. DAMAEINAE. <i>Dammsus Berlesi</i> . . . . .	607
Sub-fam. PHITIRACARINAE. <i>Uroploderma italicum</i> . . . . .	608
Fam. <b>Trombididae</b> . . . . .	608
Sub-fam. EUPODINAE. <i>Rhagidia gigas</i> var. <i>longipes</i> . . . . .	608
Sub-fam. ERYTHRAINAE. <i>Rhyncholophus</i> sp. . . . .	611
List of caves inhabited by Acari . . . . .	612
Bibliography. . . . .	616
Explanation of the plates. . . . .	617

(1) Voir pour BIOSPEOLOGICA I à XXI, ces ARCHIVES, tome VI, VII, VIII et IX, de la 4<sup>e</sup> série et tome I, II, IV, V, VI, VII et VIII de la 5<sup>e</sup> série.

## INTRODUCTORY NOTES

If it be true that the exploration of the fauna of the caves has only just begun, and that for the time being we only know an infinitely small portion of the inhabitants of the caves, this holds good in a still higher degree with regard to the acari.

As a matter of fact, we do not even know for certain whether there are any troglophilous or troglobious acari or not, still less, whether the cavernicolous forms differ in any respects from the non-cavernicolous.

It is true, that several acari have been recorded from the caves, both in Europe and America, but, unfortunately, they have not been described by specialists, and it would, in consequence, be necessary to examine the type specimens in order to obtain an accurate idea of their systematic position.

As HAMANN, in 1896, published a list of the cavernicolous acari, it is not necessary to do so here. His list contains 18 species, including also parasitic forms from *Chiroptera*. Of these I have been able to identify one with a probability, amounting almost to a certainty, viz. *Gamasus niveus* Wank., and with less certainty an other, viz. *Scyphius spelaeus* Wank.

In his treatise on the biospéological problems, in 1907 (p. 445), RACOVITZA sums up our knowledge of the acari as follows : « Les Lucifuges et les Saprophages se rencontrent fréquemment dans les cavernes ; mais ces Animaux ont été trop peu étudiés encore pour qu'on puisse seulement savoir s'il y a des formes exclusivement cavernicoles. On trouve des formes décolorées, aveugles, à très longues pattes, mais on peut en rencontrer de semblables sous les pierres et aussi dans la terre. »

This being the case, it gave me great pleasure to be able to accept Racovitza's generous offer to let me study the fine collec-

tion he and Jeannel had collected in the caves of France, Spain and Algiers, a collection numbering not less than 84 tubes from different localities. I am much indebted to Prof. A. Berlese of Florenz and to Dr A. C. Oudemans of Arnhem, Netherlands for their valuable assistance in identifying the *Oribatidæ* and the *Spinturnicinæ*, and I beg to tender them my best thanks for this kindness.

ADDENDUM. While the present paper went through the press a paper « Description des Gamasides cavernicoles récoltés par A. Viré », by A. Bonnet appeared. As Viré has collected in some of the caves explored by Racovitza and Jeannel, it was very likely that at least some species studied by me would be present in Viré's collection. This proved also to be the case. *Eugamasus omphalus* Bonnet is synonymous with the species named *E. gibbus* by me. As to *Eug. Virei* Bonnet, it is possibly synonymous with *E. cornutus* var. *pygmaea*. Bonnets' description and drawings are however not accurate enough (especially that of the metasternal and epigynial shields (1) to enable me to settle this question.

Finally *E. gomphius* Bonnet is certainly synonymous with the species I have identified with *E. niveus* Wankel.

#### On terminology employed.

In the descriptions I have endeavoured to treat the species in as detailed a manner as possible, and to accompany the descriptions with numerous drawings. This is, in my opinion, absolutely imperative in order not merely to give a description, with the help of which the species may be identified, but also to give enough morphological data to enable future workers on the group to ascertain the systematic affinities, without having to re-examine the type-species. In order to facilitate the use of this paper for purposes of identification, I have

(1) If the species delineated by B. had metasternal shields shaped as he draws them it would not be referable to *Eugamasus* nor to any other genus I know of.

in every instance necessary condensed the descriptions into diagnoses.

With regard to the nomenclature I have adopted the term gnathosoma, established by E. REUTER (1910) for the so-called « capitulum ». I have, however, retained the terms mandibles, palpi and hypostoma for practical reasons, although I am convinced that they are homologous with the cheliceres and pedipalpi of other Arachnides, the hypostoma being constituted by the fusion of the coxae of the maxillae. OUDEMANS has tried to prove in the mandibles of an *Uropoda* (1906, p. 638) the presence of six joints as in the legs, and has accordingly homologized digitus fixus with genu-tibia, and digitus mobilis with tarsus. He may be right in doing so; in my opinion the mandibles of the Uropodinae show secondary adaptations with regard to the prolongation of the basal portion, and it is not impossible that the articulation observed by OUDEMANS is a secondary characteristic. For this reason I have retained the usual terms for the mandibles, and for the hair to be found at the base of upper jaw employed the neutral term « pilus basalis ».

In describing the different organs, such as mandibles, palpi, legs and others, I have applied the words « length, width, etc. » to them as being regarded on lateral view when mounted as microscopical preparations; thus, the width of the chela or the joint of a leg is the distance from the upper to the lower edge of it; the expressions « forwards, backwards, upwards, etc., » on the other hand, always apply to the organs when « in situ ».

In order to abbreviate the expressions, I use lower terminal tooth for the terminal tooth of the lower jaw etc.

Fam. **PARASITIDÆ** (*Gamasidæ*).

Subfam. **Parasitinæ** (*Gamasince*).

**PERGAMASUS** Berl.

**P. crassipes** (L.) var. *longicornis* Berl.

(Fig. 1-2)

*Département de l'Ariège (France)*. — Grotte de la Garosse, commune de La Bastide-de-Sérou, canton de la Bastide-de-Sérou, 18th September 1906; N° 154, 1 ♀.

*Département de l'Ariège (France)*. — Grotte de Capètes, commune de Freychenet, canton de Foix, 15th May 1908; N° 218, 1 ♂, 2 ♀.

*Département de la Haute-Garonne (France)*. — Grotte du Camp, commune d'Arbas, canton d'Aspet; 23th July 1908; N° 229, ♂, ♀.

DISTRIBUTION : Germany, Norway.

According to BERLESE the main form is restricted to southern Europe, whereas the var. *longicornis* is found in Germany and Norway. It is of special interest that the northern variety is the one found in caves.

In my specimens we notice the following features in legs II of the male, which are not recorded by BERLESE. On the exterior side of the femur (fig. 1), subventrally, we notice a low ridge which evidently acts as a check to the processus genualis, which seems to be larger than in the main form (in var. *longicornis* its shape is not mentioned by BERLESE). Processus tibialis is straighter and thicker at the base than in the specimens delineated by B.; the ventral accessorial processus is not « subbilobatus », but has a straight ventral edge; the anterior, external processus is slightly shorter than in B. s specimens (fig. 1 and 2).

## EUGAMASUS Berl.

*Eugamasus magnus* (Kram) var. *cavernicola* nov. var.

(Fig. 3-18)

*Département des Basses-Pyrénées (France).* — Grotte d'Istaurdy, commune d'Ahusquy (Aussurucq), canton de Mauléon, Winter 1905; N° 130, 1 ♂, 1 ♀.

DISTRIBUTION of the main form: Italy, Germany, Holland.

The present species has so many characteristics in common with *E. magnus* (Kram) that the differences which are noticeable between them do not seem to imply a specific difference. I therefore refer my species as a variety of *E. magnus* (Kram.). In the following description, chiefly the differences will be pointed out, besides which a few additions, which very likely apply also to the main form, will be made.

## MALE.

The epistoma (fig. 3) resembles more that of the Italian than that of the Dutch specimens (compare BERLESE 1906, pl. 14, fig. 9 et 10), the median cusp being more than twice as long as the lateral ones (2, 5 : 1).

Mandibles (fig. 4) essentially of the shape of the main form, but there are some differences in details and proportions. Thus, in var. *cavernicola* the middle tooth of the lower jaw is placed exactly between the distal and the median third of the length of the jaw, whereas in the typical form it is placed in the distal quarter. Calcar mandibuli is fused anteriorly with the jaw in front of the tooth; in the main form at the back of the tooth. Moreover, in the former it is bent downwards and upwards in an even curve near the base, while in the latter it is almost straight.

The upper jaw is comparatively shorter in the var., and the terminal tooth is much smaller than the subterminal one,



contrary to what is the case in the main form. Furthermore, the dorsal edge of the jaw is a perfectly even curve, while in the main form it is slightly concave in front of the top of the lower jaw. On the external side, close to the dorsal edge and parallel with it, there is a narrow ridge, rising abruptly a little in front of the middle and vanishing gradually towards a level with the pilus dentarius.

The ventral edge of the jaw has a deep semicircular incision behind the terminal tooth and opposite the top of the lower jaw; behind this, the edge rises slowly backwards and has 7 small teeth of equal size and equidistant, except the second and third one, between which the distance is twice as great as between the others, and where the pilus dentarius projects. Behind the teeth there is another semicircular incision, behind which the edge grows thin and perfectly straight.

Palpi (fig. 6 *a*). Joint I with angularly projecting, narrow ventral edge, at the top of which the posterior hair is inserted; exteriorly of this, and submarginally, there is a low semi-spherical tubercle; anterior hair stouter than posterior one, slightly curved and hairy near the top; joints II to V do not exhibit anything remarkable, except that the chisel-shaped bristles of joint III are bipectinate (fig. 6 *b* and *c*).

Hypostoma (fig. 5). The position of the 3 anterior pairs of hairs is shown in figure 5; of these, the lateral one is the shortest, the median posterior one the longest. Maxillary lobes sharply pointed; of the « basal joint », the detached cylindrical portion of the hypostoma found in *Pergamasus* and *Parasitus*, very distinct traces are noticeable. Thus it has its own distinct musculature, and a line, along which the cuticle is thicker, runs in an even curve inwards from the inner edge of the lobes to a level with the posterior median hair.

Maxillary plates with fringes which in the dorsal quarter are scarcely more than half as long as in the other part; the smooth, finely pointed tips are short.

Ventral side (fig. 7).

As this is not described by BERLESE, I am not in a position to say whether the characteristics of the present form are also found in the main form or not, but I believe the former to be the case.

One pair of small, triangular, anteriorly rounded, jugular shields. Genital aperture situated in front of the sternal shield, large and transversally oval. Sterniti-metasternal shield anteriorly fused with the peritrematic and dorsal shields forming a broad bridge between coxae I and II, the anterior edge of which has a conical, rounded projection opposite the jugular shields, at the inner (median) side of which there is a narrow incision; anterior edge of sterniti-metasternal shields almost perfectly straight

Of the usual 5 pairs of hairs, the anterior one is placed in front of the sternal shield, on the soft portion of cuticle which surrounds the genital aperture; the hairs decrease in length backwards from the second one, so that the fifth, which is placed behind the middle of coxae IV, is only half as long as the second one.

The legs. Legs II (fig. 8) resemble very much those of the main form, but the femur is a little narrower, calcar femoralis a little less curved, and processus tibialis (fig. 9c) does not point forwards as in the main form, but is almost perpendicular and conical in outline, not constricted at the base as in the main form, where it is also slightly larger; processus axillaris (fig. 9a) also different; the strongly chitinized portion being comparatively wider than in the main form, which is chiefly due to the projecting posterior angle of it.

The joint exhibiting the greatest differences is, however, the tarsus. BERLESE describes the tarsus of legs II as follows (1906, p. 177): « tarso spina calcariforme acuta externa ad basim articulo insita, recte in angulam plicata, anterieus directa; denique tuberculo minimo ante spinam praedictam elevato, apice spinis duobus sat validis aucto ».

The above mentioned characteristic bristle, as well as the

tubercle in front of it, is missing in the var. *cavernicola*, and the bristles at the top of the tarsus are very small and inconspicuous, much smaller, as a matter of fact, than in the female. On the other hand, the distal third of the tarsus is demarcated from the rest by a ring of weak cuticle, and is capable of being telescoped into it ventrally as shown in figure 8, where the top is bent downwards.

Ambulacres (fig. 11). At the base of the peduncle, dorsally, there is a pair of slender, tactile hairs, about half as long as the peduncle. One pair of lanceolate, pointed, subunguinal slips and a well developed subunguinal membrane, longer than the claws.

#### FEMALE

Epistoma (fig. 12) differing from that of the male, the cusps, especially the lateral ones, being narrower at the base and more pointed at the top; they are also longer than in the male, especially the lateral cusps, so that the median mucro is not twice as long as the lateral ones as in the male. It agrees more with var. *monticola* BERLESE than with the main form (compare BERLESE 1906, pl. 14, fig. 11).

Mandibles (fig. 13) slightly broader than in the main form, and, although the number of teeth of the jaws is the same, the configuration of the dental edge is different. Lower jaw more sharply curved near the top, its ventral edge almost straight for the greater part of its length, while in the main form it curves upwards in a long, even curve from a little beyond the middle of the jaw; top of upper jaw blunter and shorter. In the main form the hindmost of the lower teeth is placed in front of the middle of the free edge, in the var. *cavernicola* exactly in the middle. Subterminal tooth of upper jaw very small; between the second and third tooth the edge rises to a thin, semicircular blade, on a level with which pilus dentarius is inserted; between the fourth and fifth the edge is also raised, and behind the fifth there is a narrow, anteriorly rounded blade.

Palpi shaped like those of the male ; joint I with the semi-spherical tubercle found in the male : at the external side of joint I, near the base, there is a rounded area which is closely transversally striated, a very unusual feature I have not met with in the *Purazitinae*.

Hypostoma (fig. 14). Maxillary lobes slightly wider at the base than in the male ; maxillary plates with rounded detached blade at the base, the edge of which has numerous small teeth. The fringe is longest proximally, and narrows gradually towards the top ; distal third narrow, lanceolate, without fringes.

Ventral side (fig. 15). The anterior edge of the sternal shield shows nearly the same configuration as in the male (comp. fig. 7), with a pair of incisions opposite the small jugular shields. Sternal shield extending backwards to the middle of coxae III, but owing to the large coxae II it is longer than is usually the case.

Of the 3 pairs of sternal hairs one is placed close to the anterior margin, on the inner side of the incision, the second one farther back than usually, on the border between the third and fourth quarter of its length, the third in its usual place.

Metasternal shields narrow, two and a half times as long as they are wide, with the lateral edges projecting between the angle formed by coxae III and IV, and meeting one another in the median line only with narrow tips. Hairs as large as the median pair of sternal hairs, inserted behind the middle.

Epigynial shield pentagonal, with narrow, pointed, anterior, median mucro which separates the basal two thirds of the median edge of the metasternal shields ; antero-lateral angles projecting sharply, a little in front of them the edge has a low, broad projection.

One pair of hairs near the posterior margin.

With regard to the length of the median mucro, and the sharp antero-lateral angles, the epigynial shield resembles the specimens from Consiglio, delineated by BERLESE, but

with regard to its general shape as well as the form of the metasternal shields, and the position of their hairs, it resembles more the var. *monticola* and the specimen from Padua (compare 1906, pl. 16, figs. 2 and 12).

Legs. Legs I shaped as in the male. Legs II (fig. 16) resembling those of the main form, excepting that the projection, at the top of which the femoral bristle is inserted, is lower. On the other hand, even on the tibia which widens ventrally in the middle, there is a strong, curved bristle which is even longer than that of the genu. Tarsus, contrary to that of the male, at the top with two stout, conical bristles (fig. 17).

**Eugamasus omphalus** Bonnet.

(Fig. 18-20).

*Département de l'Ariège (France).* — Grotte de Capètes, commune de Freychenet, canton de Foix; 24th June 1907; N<sup>o</sup> 208, 1 ♂.

The present species, of which only the male is known, is a very characteristic form, both with regard to the shape of the epistoma, the mandibles and the second pair of legs.

DIAGNOSIS.

Epistoma tricuspidate, with long median mucro, rounded at the top. Upper jaw of mandibles fishtail-shaped at the top, with large subterminal tooth, and bent downwards in front of the middle, with a hump at the dorsal edge. Lower jaw with two teeth; calcar narrow, straight, forming a long loop with lower jaw; processus axillaris, genualis and tibialis low, triangular, about twice as long as high; tarsus bent in an even curve downwards.

Length : 1500  $\mu$ . Width : 675  $\mu$ .

Dorsal side. One pair of hairs at the vertex, and the shoulder hairs longer than the others, especially the latter, which are finely pointed.

Epistoma (fig. 18) tricuspidate, yet differing widely from

the form usual in *Eugamasus*, *Pergamasus* and *Parasitus*, the median mucro, which is of even width in the basal half, narrowing abruptly in the middle, and rounded at the top. The lateral cusps are only one third of the median one, only slightly longer than they are wide at the base, and finely pointed, with even edges.

The only species whose epistoma resembles it to a certain extent is *Parasitus consanguineus* Oudemans (BERLESE 1906, Pl. 15, fig. 10).

Mandibles (fig. 19) of the type found in *P. fucorum* (De Geer). *E. trouessarti* and others, in which the top of the upper jaw points straight forwards, and there is a larger, perpendicular, subterminal tooth, two features which give to the end of the jaw a striking resemblance to a fish-tail.

Lower jaw considerably shorter than upper one (4 : 5); it is of almost uniform width for the greater part of its length, and curved at a right angle at the top; terminal tooth projecting when the jaws are closed, to the middle of the height of the upper jaw; behind the terminal tooth the edge is convex for a short distance, median tooth placed a little beyond the middle, pointing slightly backwards; behind this, the edge is even and straight. Calcar mandibuli of almost even width throughout, fused with the lower jaw in front of the median tooth; its ventral edge forms an unbroken line with that of the jaw in front of the point where they are fused; it bends in an even curve downwards, the top of the curve being in the basal third, and forms a comparatively broad fissure with the lower jaw, almost as wide as the calcar itself.

Upper jaw tapers very slowly towards a level with the lower terminal tooth, where it has a deep semicircular, ventral incision, and where it bends slightly downwards. Dorsal edge slightly concave in the proximal half, slowly rising on to a level with the lower terminal tooth, where it again bends downwards, with slightly concave edge, having thus the appearance of being gibbous or hunchbacked. Terminal tooth rounded at the

top, exactly as long as it is wide at the base, and twice as long as the subterminal tooth, which, on the contrary, is twice as wide at the base as it is long, and has convex anterior, slightly concave posterior, edge. Behind the subterminal tooth the edge has 2 to 3 very small teeth, behind which there is a semi-circular incision, and behind this the edge again rises to another tooth, the anterior edge of which is 2 to 3 dentate; behind this there is a narrow incision from which pilus dentarius projects, and behind this edge again rises to a tooth similar to that in front of pilus dentarius but twice as large. Behind this, the edge is perfectly even and straight. The dorsal fissure of the upper jaw, which is to be found in most of the *Parasitidae* with normal chelae, and the existence of which I have called attention to in a previous paper (1910, p. 409), is to be found half-way between the condylus of the lower jaw and the hindmost upper tooth. Pilus basalis bare, of uniform width throughout, only tapering towards the rounded top; it is inserted submarginally, in the proximal fifth of the jaw.

Palpi without any peculiar characteristics. Thus, joint I laterally flattened, with thin ventral edge; joint II, asusual, widening anteriorly. Of the two ventral hairs of joint I, the posterior one is slightly longer than the anterior, and more finely pointed and bare, while the anterior one is blunt and slightly hairy in the distal third. Interior distal bristle of joint II widening like a chisel towards the top, where it is rounded; 2 to 3 pectinate posteriorly and distally; joint III with the two usual, chisel-shaped bristles on the median side.

Hypostoma. Hypostomatic hairs long, setiform and of subequal size; 3 of them inserted closely together near the base of the maxillary lobes; the fourth pair is placed half-way between the base of the palpi and the hind margin of the hypostoma.

Maxillary lobes articulated to a low projection homolo-

guous with the so-called second joint of *Pergamasus* and *Parasitus*. They are thin and narrow, but have thin ventral blades, ending in an acute tooth, along the proximal half of the edges.

Ventral side without any peculiar characteristics.

The legs. Legs II (fig. 20) of a very characteristic shape, as a matter of fact, not resembling those of any other species as yet known. Trochanter very large, triangular in outline (on lateral view), nearly as wide as the femur. Femur much wider than it is long (width to length as 3 ; 2), with very short, ring-shaped basifemur; calcar femoralis (fig. 20 a) long, sickle-shaped, slightly constricted at the base, curved slightly backwards and inwards ; it is truncated at the top, and the anterior edge has a blunt tooth; processus axillaris a low ridge, set off from a cylindrical tubercle near the base of the calcar by a narrow fissure where the cuticle is thinner ; tubercle pointing obliquely outwards at nearly a right angle to the calcar.

Genu as wide as it is long, processus genualis rectangular, with thin concave ventral edge, about twice as long as it is wide ; at the interior side of it there is a long, perpendicular bristle; processus tibialis of almost the same shape as processus genualis, but slightly longer and with a low, rounded tooth near the anterior edge; at the inner side of the processus tibialis there is a perpendicular bristle which is, however, differently shaped to that of the genu, being widest a little above the base, and thence gradually tapering towards the top, so that the distal third is very fine.

Tarsus with distinctly demarcated basitarsus curved in an even curve downwards. It bears numerous straight, pointed bristles, at the base of one of which, inserted a little behind the middle, ventrally, there is a remarkable structure. We notice two fine lines or fissures running backwards from the pore in which it is inserted, and at the same time diverging ; the flask-shaped portion enclosed by these fissures is slightly raised



above the level of the surrounding cuticle, the whole structure conveying the idea of being a rudimentary remainder of a projection, at the top of which the bristle was once inserted, but which is now fused with the tibia, and nearly obliterated.

**Eugamasus cornutus** (G. et R. Can.) var. **pygmea** nov. var.

(Fig. 21-25).

*Département de l'Ariège (France)* — Rivière souterraine de Vernajouls, commune de Vernajouls, canton de Varilhes, 2nd November 1908; N° 244 A, 2 ♂, 2 ♀.

*Département des Pyrénées-Orientales (France)*. — Grotte de Corbère, commune de Corbère; canton de Millas, 9th November 1908; N° 246, 2 nymphæ.

Grotte de Pouade, commune de Banyuls-sur-Mer, canton d'Argelès-sur-Mer, 3rd February 1909; N° 254, 1 nymphæ.

Grotte de Niaux, commune de Niaux, canton de Tarascon-sur-Ariège, 12th September 1909; N° 291, 1 c.

DISTRIBUTION of the main form : Italy, Netherlands.

Male : Length : 600  $\mu$ . Width : 310  $\mu$ .

Female : Length : 600  $\mu$ . Width 350  $\mu$ .

The variety is consequently considerably smaller than the main form, which attains a length of 1000  $\mu$ , by a width of 600 to 750  $\mu$ .

In the following only the differences from the typical form will be pointed out.

MALE.

The dorsal shields are provided with more and longer hairs; thus, on the anterior shield there are in all 20 pairs of setiform hairs, which are of subequal length, except the shoulder hairs, which are half as long again as the rest. BERLESE draws only 16 pairs of hairs, 6 pairs of which are very small (1 : 4) as compared with the others. On the posterior shield there are about 25 pairs of hairs, while BERLESE only delineates 17 pairs.

Gnathosoma. Epistoma (fig. 21) short and broad, three

and a half times as wide at the base as it is long, with two narrow, pointed cusps at the antero-lateral angles; twice as long as their distance from one another. The configuration of the anterior edge varies in different specimens. In the specimen delineated (from Rivière souterraine de Vernajouls, commune de Vernajouls, canton de Varilhes, département d'Ariège, France, 2nd November 1908; N° 244 A) it is straight near the cusps, but slightly concave in the middle; in another specimen (N° 291) it is slightly convex in the middle.

The mandibles (fig. 22 *a* et *b*) share with the main form a very exceptional feature which is not, as far as I know, met with in any other *Parasitinae*, viz. a bifurcated calcar mandibuli one branch of which ends free. They are of the type which is characterized by the top of the upper jaw being more or less widened, and which is found in *Eug. magnus* Kram., *Eug. furcatus* G. et R. Can., and others.

Lower jaw comparatively shorter than in the main form, but wider; terminal tooth short, but acutely pointed, perpendicular; upper edge with sharply pointed tooth, directed slightly backwards, beyond the middle of the jaw; behind the tooth the edge is very slightly convex. Calcar mandibuli of even width throughout, 7 : 5 as wide as the jaw itself; it is fused with the jaw beyond the middle, forming with the jaw a narrow loop about half as long as the jaw.

From near the base of the calcar a narrow, finger-shaped appendage projects forwards nearly on to a level with the median tooth.

The upper jaw with almost straight ventral, and slightly convex dorsal, edge; it gradually tapers towards the top of the ventral jaw, where it is neck-like constricted, but widens again towards the top, where it bends downwards, and is almost twice as wide as at the constriction, with a convex, thin edge, with acutely pointed corners; opposite the terminal tooth of the lower jaw the ventral edge has a deep semicircular incision, at the bottom of which there is a deep groove

to receive the tooth, and is flanked by two thin, denticulated blades. Behind the incision there are two small teeth, at the back of which the edge is almost straight; pilus dentarius small, on a level with the posterior end of the incision, pilus basalis comparatively stout, sharply pointed and inserted submarginally.

Hypostoma. Maxillary lobes straight, nearly twice as long as they are wide, and the base sharply pointed; the median edge is thin, and has in the middle a rounded tooth directed straight forward. A very remarkable fact is, however, that in one specimen (N<sup>o</sup> 291) the edge is quite even, the tooth being reduced. Palpi without any peculiar characteristics.

Ventral side. Sternal shield without the darker, ring-formed figure mentioned by BERLESE; in other respects it resembles that of the main form.

Legs. Legs II (fig. 23). Calcar femoralis comparatively longer than in the main form, and with constricted base; processus axillaris articulated to a short stem, and bent downwards, so as to lie close against the anterior edge of the calcar. Processus genualis conical, as long as it is wide at the base, and with an oblique suture running close from the base of the posterior side to close to the top of the anterior side. Processus tibialis slightly longer and narrower than processus genualis, with a similar oblique suture running farther back than in the processus genualis.

#### FEMALE.

The female differs in the following respects from the main form.

The epistoma has the median mucro somewhat longer and rounded at the top.

The mandibles (fig. 24). Lower jaw of the same shape, and the same number and position of the teeth, but the teeth are smaller; lower jaw with a deep, rounded incision opposite the terminal tooth of lower jaw; the edge has two small teeth

at the incision, and two slightly larger teeth behind it ; behind these, the edge slowly rises to a little in front of the posterior, lower tooth, and slowly tapers farther back.

Ventral side (fig. 25) differs from that of the main form in so far as the two lateral, anterior cusps of the epigynial shield are much smaller than the median one, whereas in the former they are of equal size to it, and project as far forward ; another difference is, that the top of the shield does not cover the tops of the metasternal shields

**Eugamasus niveus (Wank) Tgdh.**

(Fig. 26-37).

*Département des Basses-Pyrénées (France).* — Grotte d'Ixeste ou d'Arudy, commune d'Arudy, canton d'Arudy, 5th September 1905 ; N° 74 g ; 3 ♂, 3 ♀ (with 1 egg), nymphæ.

Grotte d'Oxibar, commune de Camou-Cihigue, canton de Tardet-Sorholus, 1st January 1905 ; N° 127, 1 ♂.

Grande grotte Leconoby, commune d'Aussurucq, canton de Mauléon, 2nd and 3rd January 1906 ; N° 128, 1 ♂, 2 ♀.

Petite Grotte Leconoby, commune d'Aussurucq, canton de Mauléon, 2nd and 3rd January 1906 ; N° 129 : 1 ♀, 2 nymphæ.

*Département de l'Ariège (France).* — Grotte de Bedeilhac (Fond), commune de Bedeilhac-et-Aynat, canton de Tarascon-sur-Ariège, 24th August 1906 ; N° 165, 3 ♂, 7 ♀ (with 1 egg), 1 nymphæ.

Grotte de Lombrive ou des Echelles, commune d'Ussat, canton de Tarascon-sur-Ariège, 19th August 1906 ; N° 155, 1 ♂.

Grotte de Ferobac, commune La Bastide-de-Sérou, canton de la Bastide-de-Sérou, 21th July 1907 ; N° 203, 1 ♂, 3 ♀.

Grotte de Malarnaud, commune de Montseron, canton de La Bastide-de-Sérou, 13th September 1909 ; N° 292, 1 ♂, 3 ♀.

Grotte de Portel, commune de Loubens canton de Varilhes, 1st November 1908 ; N° 243. 1 ♂, 1 ♀, 1 nymphæ.

Grotte d'Aubert, commune de Moulis, canton de Saint-Girons, 16th September 1909 ; N° 297, 2 ♂, 6 ♀, 2 nymphæ.

Ruisseau souterrain d'Aulot, commune Saint-Girons, canton de Saint-Girons, 14th September 1909; N° 293, 1 ♂.

Grotte des Neuf-Font, commune d'Aulus, canton d'Oust, 18th September 1909; N° 300, 3 ♀.

Grotte de la Queue-Rouge, commune d'Ustou, canton d'Oust, 19th September 1909; N° 301, 1 ♂.

Grotte de Tourtouse, commune de Tourtouse, canton de Sainte-Croix, 9th August 1907; N° 209, 4 ♀.

*Département du Lot (France).* — Grotte de Gouffre de Padirac, commune de Padirac, canton de Gramat, 4 novembre 1908; N° 245, 2 ♂, 3 ♀.

*Département du Gard (France).* — Grotte du Serre de Barry de Ferreol, commune de Saint-Privat-de-Champclos, canton de Barjac, 27 août 1909; N° 277, 1 ♂.

*Département de la Seine (France).* — Catacombes de Bicêtre, commune de Kremlin-Bicêtre, canton de Villejuif, Winter 1905, Summer 1906; n° 132, 1 ♂.

DISTRIBUTION : Austria.

Amongst the *Parasitidae* which have never been identified, there are two cavernicolous species, described by WANKEL (1861, b) from the Austrian caves, viz. *G. loricatus* and *G. niveus*. As a matter of fact, W's paper seems to have been overlooked by BERLESE; at least, he does not mention it, either in his great work on the Italian acari or in his monograph on the genus *Parasitus* Latr., and allied genera.

Although both species are very imperfectly described, and the drawings, as a rule, do not exhibit many characteristics of any use for purposes of identification, and are certainly in some respects wrong, yet, one species, *G. niveus* exhibits so singular a characteristic that it is not met with in any other *Parasitinae*. This unusual feature is the presence of two processus axillares, and this peculiarity it shares with one species found in Racovitza's collection.

The supposition that these are identical is confirmed by WANKEL's diagnosis, in which the second pair of legs is suffi-

ciently well described to enable us to ascertain that it fits my specimens exactly. Thus, the processus axiliaris is described as follows « einen doppelt gespalteten Höcker an der Wurzel seiner (d. h. des gekrümmten Zahns i. e. processus femoralis) concaver Fläche. The expression « doppelt gegabelt » tells exactly the shape of the processus axillaris. Further, « einen etwas kleineren Zahn trägt das dritte und einen etwas noch kleineren das vierte Glied an seiner inneren Seite » gives the exact place and relative size of the processus genualis and tibialis of my specimens. The expression « das Tarsenglied dieses Fusspaares ist lang und S-förmig gekrümmt » is misleading. An examination of W's figure shows that he includes the feet in the tarsi. The feet point upwards, and the tarsus is bent downwards, hence the expression « S-förmig gekrümmt ». The direction of the feet varies, as they are moveable, but the fact remains that the tarsus is bent downwards in the middle, a feature which it shares with that of my specimens.

Consequently, the shape of the second pair of legs in *G. niveus* Wankel, and my specimens, is exactly the same in all details as far as W's description and drawings go. And as there is nothing in W's descriptions which argues against their being identified, and as yet there is no evidence that in two different species the shape of legs II can be the same, I unhesitatingly identify the species described below with *G. niveus* Wankel.

Male. Length : 1530. Width : 720.

Female. Length : 1700. Width : 850.

#### MALE

The colour of the male is straw-yellow. The texture, as usual, scaly.

Dorsal side. The shoulder hairs are longer than the other, and finely pointed; the hairs of the posterior dorsal shield are thicker than those of the anterior shield.

Gnathosoma. The epistoma (fig. 26) is tricuspidate; the

lateral teeth are small, thin and hyalin, whereas the median muero is remarkably thick, and bent sharply downwards like a hook at the top, so that on dorsal view the distal quarter is not visible; the median edge of the lateral teeth has sometimes small teeth.

The mandibles are very large and essentially of the shape typical in *E. Kraepelini* Berl., *E. Trouessarti* Berl., *E. magnus* and others, i. e. with upper jaw considerably longer than the lower one, and widened at the top, with no terminal tooth, but one subterminal one instead. The lower jaw is nearly as wide as the upper one; calcar mandibuli half as wide as the lower jaw, tapering distally, and fused with the latter in the middle of its length, but otherwise free, except at the base; between the two there is consequently a comparatively wide, elongated, oval fissure. The ventral edge of the calcar forms an even curve with that of the jaw in front of the fusion. The terminal tooth is powerful, but rather blunt and reaches, when the chela is closed, to the middle of the upper jaw; a little in front of the middle there is another tooth, low, but with a broad base, at the back of which the edge is straight, while in front it is deeply excavated.

The upper jaw exceeds the lower one by  $\frac{2}{7}$  of its own length; its dorsal edge is an unbroken, even curve, the usual dorsal incision which is found closely behind the middle being very small; the ventral edge is mainly straight. There is no terminal tooth, but a subterminal one, which is about twice as wide at the base as it is long and perfectly perpendicular. Behind this, the edge falls off perpendicularly, and then follows a very slightly concave edge with about 8 closely set, small teeth, extending backward to the point where the dorsal edge of the lower jaw crosses that of the upper one, with the chela closed; then follows a low, rectangular tooth, about twice as wide at the base as it is long, and with 2 or 3 small teeth; near the anterior tooth of this edge there is a narrow incision where the small pilus dentarius is inserted; behind the tooth the

edge is even; pilus basalis is stout and blunt, inserted externally, a little above the middle, and a little in front of the base of calcar mandibuli.

The palpi (fig. 28 *a, c*). Joint I with thin ventral edge behind the posterior hair, which is inserted submarginally, and exteriorly; anterior hair on a low tubercle, stouter and blunter than the posterior one, and only curved at the top, where it is slightly hairy.

Joint II as usual, slightly pyriform, widening distally; ventrally and distally with one unipectinate bristle, widening to a thin blade at the top (fig. 28 *b*).

Joint III with the usual two, chisel-shaped bristles.

Joint IV with no special features; joint V with a large tripectinate bristle whose branches are of remarkable shape, being of uniform width throughout, and truncated at the top (fig. 28 *a*).

Hypostoma (fig. 30). The 3 anterior hairs are placed close together at the base of the maxillary lobes, thier places of insertion forming an equilateral triangle; the fourth is placed behind the middle, more laterally.

The maxillary lobes (fig. 29) are articulated to a somewhat raised portion of the hypostoma; they are blunt at the top, and curved at a right angle; the ventral edge has a large, oval, anteriorly rounded blade attached to it, which projects on to a level with the top of the lobe. Between the maxillary lobe and the maxillary plate there is a small, poniard-shaped appendage.

The maxillary plates attain a length of twice that of the lobes, and are narrow, lanceolate; at the base an oval, distally rounded, thin blade is detached, which has about 8 long, narrow teeth; the distal third of their edge is even, the remainder is finely fringed, the fringe attaining a width of thrice that of the plates.

Ventral side without any peculiar characteristics.

Legs (figs. 32-35).

Legs I are long and slender; coxa laterally flattened and bent



upwards in the middle, thus with concave upper side, while the ventral one has a median projecting angle, at the top of which one of the two hairs is placed. Trochanter on lateral view almost quadrangular in outline (fig. 33), with one strong bristle dorsally, in the middle, bent like a hook near the top, where it has a smaller branch; in front of the bristle, near the distal margin, there is a low, rounded, knob-like tubercle.

Femur with short, distinctly demarcated basifemur; the articulation membrane between basifemur and trochanter is very well developed (fig. 32 *b*) on the dorsal side, with many folds, which are visible when the leg is straightened out; this feature, together with the dorsally obliquely cut-off top of the trochanter, at once suggests that the ordinary position of the femur is one of being bent sharply backwards.

Correspondingly to this feature the articulation membrane between the femur and genu is well developed ventrally (fig. 32 *a*), the top of the femur being modified in such a way that there is a thin collar-shaped portion in front; behind this, there is a thin, striated membrane with a deep pocket in which the base of the genu is hidden when it is bent downwards upon the femur, consequently, pointing forwards. Tibia slightly longer than genu; tarsus longer than femur (8 : 7), with very short basifemur; like the other joints plentifully provided with setiform hairs, distally and dorsally with 4 to 5 longer hairs, and a thick bunch of shorter, finger-shaped hyalin sense-hairs.

Ambulacres (fig. 34) with long peduncle, almost three times as long as the claws, and capable of being bent sharply upwards in the middle. I have been unable to ascertain the exact shape of the empodium, owing to its being folded up. The supra-unguinal lobes seem, however, to be shorter than the claws, and there appear to be no lanceolate subunguinal slips.

Legs II (fig. 35 *a*) are, as stated above, of a very characteristic shape; the trochanter has externally, in the middle,

a short, transversal, ear-like ridge ; basifemur distinctly demarcated only on the inner (median) side ; femur of moderate width, length to width being as 7 : 5 ; calcar femoralis long but comparatively slender, its width at the base being only one third of its length, gradually tapering towards the top, and bent slightly forward ; the posterior edge forms an even curve, but at the anterior end there is a very short, inconspicuous, subterminal tooth. In the anterior angle, between the calcar and the femur, and demarcated by a circular strip of soft cuticle, there are two short, conical appendages on the same level, or rather one tubercle, the processus axillaris. Whether it is one deeply bifurcated tubercle, or two separate ones, is very difficult to ascertain, owing to the impossibility of obtaining a front view of them. It appears, however, that they are connected with one another by a ring of darkly chitinized cuticle round their bases. Whether this is so, or not, does not matter, however, as from a comparative morphological point of view it is obvious that, if there really are two separate tubercles, they have originated from one, which has become bifurcated, and finely split into two. Genu nearly as wide as the length of its dorsal side, which is twice as long as the ventral one ; processus genualis articulated, conical, as long as it is wide at the base, and bifurcated at the top, placed at the anterior edge. Behind processus genualis there is a perpendicular bristle, as long as the ventral side of the genu ; tibia about twice as long as it is wide at the middle, tapering gradually towards the top, where it is two thirds as wide as at the base, and bent downwards in the middle. Processus tibialis (fig. 35 *b*) conical, slightly longer than it is wide at the base, and rounded at the top, placed in front of the middle. Ventrally, in the middle, a perpendicular bristle, longer than that of the genu ; tarsus of a peculiar shape, gradually tapering throughout towards the top, and curved sharply downwards in the middle ; basitarsus distinctly demarcated ; besides the usual setiform hairs there is one ventrally, in

the middle, which is inserted at the top of a low ridge, rising gradually forwards; this bristle is swollen at the base, finely pointed, and pressed close to the tarsus.

The ambulacres (fig. 35 c) differ from those of legs I; the peduncle is shorter, the supraunguinal lobe is slightly longer than the claws, and there is a pair of subunguinal, lanceolate, pointed slips.

#### FEMALE.

Epistoma tricuspidate, as in the male (fig. 36), but median mucro very slender and thin, being six times as long as it is wide at the base, and not bent downwards at the top; lateral cusps longer than in the male, being half as long as the median one, and twice as long as they are wide at the base.

Mandibles (fig. 37). Lower jaw, as usual, shorter than the upper one, with large terminal tooth which, when the chela is closed, almost reaches the dorsal edge of the upper jaw; in the distal two fifths with 3 teeth, the anterior one of which is very small, while the posterior one is twice as long and wide at the base as the median one. Upper jaw with terminal tooth slightly larger than that of the lower jaw; one small tooth in front of, and another at the back of, the lower terminal tooth; one at the back of the subterminal lower tooth, on a level with which pilus dentarius is inserted; opposite the posterior lower tooth 5 small, closely set teeth; pilus basalis submarginally, behind the dorsal incision.

Hypostoma (fig. 31). Maxillary lobes larger than in the male (compare figs. 30 et 31); maxillary plates without fringes in the distal half, which is narrower than in the male; fringed part only half as long as in the male, and instead of the detached dentate blade, there is a thin membrane with convex edge, as long as the fringed part, and not half as high as it is wide at the base.

Ventral side without any peculiar characteristics, except that the lateral edges of the epigynial shield have a pair of

small teeth far back, and that the top is only moderately pointed.

### GAMASOIDES Berl.

In 1882, G. et R. CANESTRINI established the genus *Poecilochirus* for a nympha found on *Harpalus*, which they identified with J. MÜLLER's *Holostaspis fimetarius* (1882, p. 58-59).

No generic diagnosis was given, but the characteristics may be briefly summed up thus : Epistoma triangular, dentate ; a stylet-shaped appendage attached to the upper jaw ; sternal shield with 4 pairs of large, conical, finely pointed bristles, extending to the hind margin of coxæ IV ; anal shield small, circular ; dorsal shield entire.

To this genus they added another form, *P. carabi*, also a nympha found on *Carabus* sp. This differs, however, in some essential respects ; the epistoma is tricuspidate ; the dorsal shield divided into two, the anterior one being the larger ; and no bristles of extraordinary shape are found on the sternal shield. The shoulder bristles are very long.

The genus was consequently established on a form with one dorsal shield. Nevertheless, BERLESE, in 1892, makes the following statement with reference to it : « Scutum dorsuale in partes duas divisum ». To this he refers *P. fucorum* (De Geer), which he identifies with *P. carabi* G. et R. CAN. *P. emarginatus* (Koch), and *P. spinipes* (Koch). For *P. fimetarius*, on the other hand, which was the type of CANESTRINI's genus, he established a new genus, *Iphidosoma*, to which he adds another species, *I. ovatum*. This genus he characterizes as follows : « Dorsum sentulo unico protectum. Chela digitus fixus apophysi hyalina styliformi auctus. Corniculi labiales aliquando forcipem cum maxillarum malis interioribus sistentes ».

Later, in 1906, BERLESE abandons this view, and considers *Poecilochirus* and *Iphidosoma* as synonymous, whence he establishes a new genus, *Gamasoides*, for *P. carabi* G. et R. CAN.

As yet nothing more is known of these curious forms, and we are not in a position to form any opinion as to their systematic location until we have found the adults of them.

**Gamasoides armatus** n. sp.

(Fig. 38-44),

*Département d'Ariège (France).* — Grotte des Neufs-Fonts, commune d'Aulus, canton d'Oust, 18 Septembre 1909; N<sup>o</sup> 300, 3 nymphæ.

DIAGNOSIS.

Two dorsal shields, the anterior one of which is largest; shoulder bristles far back. Hypostoma triangular, with irregularly wavy edges. Chela narrow, pointed; upper jaw completely fused with calcar, edentate, with narrow, lanceolate top. Maxillary lobes membranaceous; posterior hair an extraordinarily stout bristle. Sternal shield extending backwards to coxæ IV, with 3 pairs of very short, poniard-shaped bristles. Anal shield pyriform. Coxæ I to III with stout bristles. Ambulacres I without claws, all with sucker-plates.

NYMPHA

Length : 490-520  $\mu$ ; greatest width 320  $\mu$ .

Colour light-brown. Texture finely scaly. Shape of the body, oval; greatest width to length as 2 : 3; greatest width a little in front of the middle, whence the sides fall off in an even curve without marked « shoulders » anteriorly, where it is broadly rounded; posteriorly the sides fall off more slowly, especially in the posterior half, and the hind margin is obtusely rounded.

Dorsal side (fig. 38) covered by two shields, one anterior and one posterior one, which, in the present specimens, protect the whole surface, and are separated by a very narrow strip of soft cuticle which runs straight across, except at the margin, where it bends slightly backwards.

Anterior shield 290  $\mu$  long; posterior one 225  $\mu$  long.

Hairs of the dorsal shields small and inconspicuous; there are II pairs of them on the anterior shield, placed as shown in figure 38: only 3 pairs of hairs in the posterior half; the anterior one of these points obliquely forwards and outwards, and is about 3 times as large as the others; this pair presumably corresponds to the « pili scapulares » Berl., which are a prominent feature of both nymphæ and adults of *Parasitus*, *Pergamasus*, *Eugamasus* and others, but in *G. armatus* they are placed considerably farther back. One pair of small vertex hairs, posterior shield with 11 pairs of small hairs.

Gnathosoma. Epistoma large, triangular, with very irregular edges (fig. 39).

Mandibles (fig. 40) with narrow, pointed chela; lower jaw shorter than the upper one (8:II), tapering gradually throughout, with straight ventral edge; terminal tooth small, with one subterminal tooth of equal size; besides these, in the distal half, 3 small, sharp teeth, directed backwards, the two anterior ones of which are only half as far apart as the distance between the median and posterior one.

Upper jaw shaped differently to that of *G. carabi* G. et R. Can. In the latter species it is easy to see from CANESTRINI'S drawing that the « calcar » is not fused with the jaw, but projects from near the top of it; the latter is of usual shape, curved near the top, and has about 8 small teeth. In *G. armatus*, on the other hand, the calcar is so completely fused with the jaw that I have been unable to trace any lines of demarcation between them. The upper jaw (including the calcar) is narrow, lanceolate, and finely pointed at the top; along the ventral margin, interiorly, there is a thin blade with convex edge.

I have not been able to discern any pilus dentarius or pilus basalis; to all appearances they are reduced. The so-called flagellum consists of a number of very short hairs.

Palpi (fig. 41) with short joints, none of which is longer than it is wide, and tapering successively towards the top; the two bristles of the median side of joint III, which in

most genera are chisel-shaped, are setiform, but blunt at the top.

Hypostoma (fig. 42). Of the 4 pairs of hypostomatic hairs the posterior ones are modified into very powerful, stout, but short bristles, pointing backwards, and of a shape uniform with those of the coxæ; the 3 anterior pairs, on the other hand, are small and setiform. Maxillary lobes thin, membranaceous as in the gen. *Laelaps* s. str., rounded at the top; maxillary plates with a slight lateral incision at the middle, in front of which it gradually narrows with straight and perfectly smooth edge; at the back of the constriction a narrow blade of even width throughout, and slightly longer than wide, projecting obliquely outwards and forwards; at the truncated top of it there is a fringe of almost even width, and as long as the blade.

Ventral side (fig. 43).

Sternal shield projecting backwards on to a level with the hind margin of coxæ IV, with straight anterior edge, and the corners cut off obliquely; between coxæ II the sides are slightly concave; between coxæ II and III they project a little, thence they gradually narrow towards the obtusely rounded posterior end, where the shield is almost half as wide as between coxæ II and III.

Of the 4 pairs of bristles one pair is inserted near the anterior margin, the other 3 submarginally, at the sides and on a level with the middle of coxæ II to IV respectively. The former pair is of ordinary size, the latter of extraordinary, stout and poniard-shaped.

No endopodal shields developed; nor any peritrematic shields. Stigmata far back laterally, on a line drawn between coxæ III and IV; peritremata running forward beyond coxæ I.

Anal shield pyriform, top backwards, half as long as the distance between the sternal shield and the margin of the body; length to greatest width in the anterior third as 3 : 2, with the usual 3 hairs. On the unprotected part of the belly there are

about 10 pairs of hairs, and at the posterior margin 3 pairs.

Legs. Legs IV as long as the body; legs I and III of equal length, slightly shorter (3 : 4); legs II shortest. Coxæ I to III provided with one pair of very stout, horn-shaped bristles, inserted distally at the posterior side and directed backwards. Femur, genu and tibia of the respective pairs of subequal length; all femora with basifemora, and all tarsi with basitarsi.

The hairs of the legs are arranged in the same way as in the *Pteroptinæ*, viz. chiefly on the dorsal and ventral sides, and all point more or less upwards, respectively downwards.

Tarsi I richly provided with tactile hairs and sensillae at the top (fig. 44); supraunguinal and subunguinal lobes coalesced into a 5-lobated sucker-plate. On ambulacres I I have not found any claws; on II to IV there are slender claws.

SYSTEMATIC POSITION. *G. armatus* Tgdh occupies an intermediate position between *Gamasoides* and *Poecilochirus*, and forms a connecting link between the two.

With *Gamasoides* it has the following characteristics in common: two dorsal shields, calcar on upper jaw of chela mandibuli. It differs from it in the shape of the epistoma, which is triangular, as in *Poecilochirus*, through the large, well chitinized sternal shield which in *G. carabi* is only partly (at the sides) chitinized, and through the 7 pairs of large bristles found on the hypostoma, the sternal shield and on coxæ I to III. In the latter respect it exceeds both *P. fimetarius* (J. Müll.) and *P. oratus* Berl., the former having only sternal (but 4 pairs of them) and hypostomatic bristles of the peculiar shape; and the latter only 1 pair of such hypostomatic bristles.

From both genera it differs in the shape of the upper jaw of the mandible, this being wholly coalesced with the calcar and edentate.

BIOLOGY. Both *Poecilochirus* and *Gamasoides* have been found exclusively on beetles, and we may safely presume



that the nympha of *G. armatus* has the same mode of life, although it was on this occasion found free.

There is all the more reason to presume that it derives its means of subsistence from some beetles (or other insects), as it is *the* form most liberally provided with adhering-organs. As such the above mentioned bristles must be interpreted; that is evident from a comparison with other acari which have a similar mode of life, as for instance *Pterygosoma* Peters.

It is in this connection of interest to note that in the species *G. armatus*, which is best provided with adhesion-organs, the mandibles are most degenerated, exactly corresponding to the retrogressive development which takes place in symphylous acari, viz. the disappearance of the teeth, and the transformation of the chela into lambent organs.

If the suggestions made above are true, it follows that the nympha of *G. armatus* cannot be considered caverniculous any more than the parasites of the bats, for instance. Whether this applies to the adult or not is impossible to say.

### EURYPARASITUS Oudms.

#### *E. terribilis* (Mich.)

(Fig. 45-60).

*Département de Corse (France).* — Grotte de Pietralbello, commune de Ponte-Leccia, canton de Morosaglia, 9th January 1907; N° 187, 5 ♂, 10 nymphæ.

DISTRIBUTION : England, Netherlands.

*E. terribilis* was discovered, in 1886, by MICHAEL, in a mole's nest. M. carefully described the male and female, and was able to make some highly important observations of its mode of feeding, copulation, etc.

His description of the ventral surface was not detailed enough to prevent BERLESE from misinterpreting it, a fact which was also brought about by M's figure, which is not quite accurate.

In M. s figure (1886, pl. 16, fig. 17) the epigynial shield is drawn a little too pointed anteriorly, and the endopodal shields, which exist in the angles between coxæ III and IV, are not delineated.

BERLESE referred the species to *Eugamasus* (1), on account of the two dorsal shields, since the shape of the epigynial shield, according to MICHAEL'S drawing did not seem to oppose this view.

BERLESE, however, did not pay enough attention to M. 's statement (p. 267). « On the ventral surface the sternal plate is divided into an anterior and a posterior (genital) plate. This statement, from such a careful and skilled observer as MICHAEL, is a sufficient proof that there are no distinct metasternal shields in *E. terribilis*, contrary to the gen. *Eugamasus*; and in consequence, BERLESE was wrong in referring it to that genus.

In 1901, OUDEMANS pointed out BERLESE'S mistake, and established a new genus, *Euryparasitus*, for it. According to O. « the genital shield of the female is perfectly resembling that of the nymphæ *iphidiformes* of the genus *Laelaps* » i. e. anteriorly broadly rounded.

Curiously enough, it escaped O.'s notice that no mention had been made of the metasternal shields. OUDEMANS gives no diagnosis of the genus, but confines himself to correcting the figure of the epigynial shield.

Subsequently, in 1903, OUDEMANS described the nymph which had been discovered, together with some adults of both sexes, by Mr S. A. Poppe of Vegesack, in a mole's nest.

When I found the species in Racovitza's collection, and studied the literature about it, it struck me as a very remarkable circumstance that no mention whatever was made of the metasternal shields of the female. I suspected that this was due to their being fused with the sternal shield, as is the case in other genera, as for instance in *Gamasellus* and *Protolaelaps*.

(1) B. wrongly calls it *horribilis*.

If that were really the case, there would obviously be 4 pairs of hairs on the sternal (= sterniti-metasternal) shield. MICHAEL had, however, only delineated 3 pairs. As there were no females in the collection, I asked Dr OUDEMANS to let me have one in exchange for another species, to which he kindly consented. On examining the female, the fourth pair of hairs was discovered, and it was thus proved that in *Euryparasitus* the metasternal shields are fused with the sternal one, a characteristic which is too important not to be included in the generic diagnosis.

The following additions to, and corrections in, the previous descriptions are to be made.

#### NYMPHA.

The two posterior hairs of the posterior dorsal shield are much longer than in OUDEMANS' specimens, and, indeed, of an unusual length, more than half the length of the body; they are flexible, whiplash-like (fig. 45).

Ventral side (fig. 46). Sternal shield finely punctured, its anterior margin more strongly chitinated than the rest. Endopodal shields well developed in the angles between coxæ II, III and IV respectively, triangular, not fused with the sternal shield.

The stigmata are surrounded by a narrow peritrematic shield; the median edge of the peritremata is wavy in the basal part (fig. 50).

The legs (figs. 51 et 52). Tarsi I are very plentifully provided with tactile hairs at the top, and, above all, with numerous, finger-shaped, hyalin appendages, resembling the sensillæ found on the antennæ of insects. The ambulacres of legs I are fully as well developed as in legs II to IV, and are of a peculiar structure, unlike those of the adults.

The claws are slender and straight for the greater part of their length, curved almost at a right angle near the top. The supraunguinal lobe is large—radion one and half times the

length of the claws—semicircular on ventral view; subunguinal caruncle heart-shaped, fused with the supraunguinal one to a large sucker.

Gnathosoma. *Epistoma* (fig. 47). The median mucro is strongly chitinous, shorter than in OUDEMAN's specimens (compare 1903, pl. 5, fig. 18); the teeth in the middle of the lateral edges vary in number and shape on both sides. Mandibles (fig. 48) according to O. of the same shape as in the female, as described by MICHAEL. MICHAEL's description and drawings, although excellent for the time they were published, are, however, not quite so detailed as one could wish for now when the rapidly growing number of acari renders a higher magnifying necessary. M. evidently did not attach so much weight to their shape, since he says « Mandibles with both limbs of chela of about equal length, crossing at their ends, with about six teeth on each chela ». This statement is true as regards the upper jaw of the mandible delineated by M. The shape of the lower jaw it is impossible to see, as it is partly covered by the upper one, only two teeth being visible, besides the terminal one. Unless OUDEMANS has seen MICHAEL's specimens, it is difficult to see how he has been able to get an accurate idea of the shape of the mandibles of the female.

As a matter of fact, the lower jaw has only 4, but the upper one no fewer than 7 teeth.

The lower jaw is slightly shorter than the upper one, with an exceedingly little convex ventral edge, with longer and less sharply curved terminal tooth. In the distal half 3 equidistant teeth which increase slightly in height in their backward succession, and at the same time point more backwards; behind the posterior one the edge is even; the edge between the terminal and the one next to the terminal tooth has a dense row of extremely minute teeth.

The upper jaw. The dorsal edge is slightly concave a little behind the pilus dentarius; there are in all 7 teeth, increasing in size in their order backwards as far as the fifth

one ; the terminal tooth is strongly curved ; the second one is not in a line with the rest, but points straight outwards, thus giving place to the opposite terminal tooth of the lower jaw when the chela is closed ; behind the seventh tooth there is a deep but narrow incision, behind which there is a thin blade, rounded anteriorly, and tapering gradually backwards ; submarginally, at the base, there is an exceedingly thin, blade-shaped appendage, parallel to the ventral edge ; it is constricted at the base, and bends at a right angle forwards, tapering gradually ; it is twice as long as it is high, and slightly broader at the base than it is high. *Pilus dentarius* inserted submarginally, quite perpendicular and comparatively long, longer than the width of the jaw, where it is inserted (measured to the top of the fourth tooth).

*Pilus basalis* lanceolate, finely pointed, inserted submarginally, and projecting to the usual incision.

*Hypostoma* (fig. 49). The maxillary lobes are wide at the base (width to length as 16 : 27), of even width in the basal third, which points obliquely outwards, thence bending straight forwards and gradually tapering towards the pointed top. The lateral edge is thin, the base is hidden beneath the thin, raised edge of the hypostoma, so that they are articulated submarginally (1).

On the inner side of the lobes the anterior edge of the hypostoma is thickened, and rises to a low, obliquely truncated tubercle. The maxillary plates project a little beyond the lobes, and have long fringes.

#### MALE.

The following additions are to be made to MICHAEL'S description.

Ventral side (fig. 54). One pair of small jugular shields. The chitinous arch over the genital aperture projects beyond

(1) It is evidently this feature which has induced OUDEMANS to make the statement : " The outer male sessile ". As far as I am aware, the lobes are always articulated to the hypostoma.

the anterior margin of the sternal shield. The latter has 5 pairs of small hairs, and projects backwards to the posterior margin of coxæ IV, which are placed very near one another, and, in consequence, the width of the sternal shield at the truncated posterior end is only two fifths of its greatest width, between coxæ II and III.

The ventrianal shield is fused with the peritrematic shields, very large, covering the entire belly, with the exception of a very narrow strip all round. Anal aperture small, situated close to the posterior margin.

Gnathosoma. The epistoma has a pair of small ineisions on the lateral edges, a little behind the middle (fig. 55).

The mandibles (fig. 56) differ slightly from M.'s description. Thus, the lower jaw is comparatively shorter, being not more than about 3 times as long as the upper one, while in M.'s specimen it is 5 times as long as the upper one. Furthermore, the thin blade running along the upper edge of the lower jaw in its distal half is not so wide, and comparatively shorter; submarginally, a little behind the blade, there is a finely pointed bristle inserted, a very remarkable feature, since to my knowledge there has so far never been found a hair on the lower joint. It seems, therefore, unlikely that we have to do with a real hair, but rather with a hair-shaped, sessile appendage of the jaw.

Pilus dentarius (not delineated by M.) present, submarginally; projecting obliquely forward and downward on to a level with the top of the upper jaw.

The legs (figs. 57-60).

Tarsus I plentifully provided with tactile hairs and « sensillæ » at the top, dorsally. The ambulacres (fig. 58) are of a very characteristic shape. The peduncle is deeply sunk into a deep, subventral cavity of the tarsus, a very unusual feature which, to my knowledge, has not otherwise been met with in the *Parasitidae*. It is possible that the ambulacres are capable of being retracted and protracted.

The claws are very slender and inconspicuous, hidden, as they are, in the enormously developed caruncles. I have been unable to ascertain the exact shape of the latter, as they were folded up in the specimens in my possession.

Legs II (fig. 59) differ in the following respects from M.'s specimens: on calcar femoralis the terminal tooth is not bifid, but truncated, and between the large pilus axillaris and its subterminal tooth there is another, low, rounded tooth.

Processus genualis is comparatively longer, but of the same shape; it is not sessile, but in the middle of it we notice a distinct transverse fissure, nor is processus tibialis sessile, but near its base there is an obliquely transverse fissure.

Telotarsus has ventrally, behind the middle, a very stout, sharply pointed bristle, pointing straight forward, parallel to the ventral edge of the tarsus; in M.'s specimen it is inserted in front of the middle.

The ambulacres of legs II are differently shaped to those of the nympha (fig. 60); the claws seem to be stronger and the subunguinal caruncle is finely fringed, contrary to what is the case in the nympha. Owing to its not being unfolded I have not been able to ascertain its exact shape.

### HOLOSTASPIS Klti.

#### H. vagabundus Berl.

(Fig. 61-64).

*Département d'Alger (Algérie).* Ifri Ivenan, Oulad Ben Dahmane, commune de Palestro, Algiers, 15th September 1906; N° 170, numerous ♀.

Ifri Boubker, Aït Haouri, commune de Dra-el-Mizan, 20th September 1906; N° 172.

*Département d'Ariège (France).* Grotte de Tourtouse, commune de Tourtouse, canton de Sainte-Croix, 9th August 1907; N° 209, numerous ♀.

DISTRIBUTION : Italy, Netherlands.

My specimens agree well with the description given by OUDEMANS (1901, p. 43-44); there are only the following additions to be made.

FEMALE.

Length : 900  $\mu$ . Width : 540  $\mu$ .

Colour, chestnut-brown.

Dorsal side. All the hairs, except 4 pairs, are beautifully feathered; of the 4 setiform pairs, 3 are placed in the anterior half, near the middle: one pair near the posterior margin. In figure 61 *a* et *b* one of the vertex-hairs and one from the posterior margin of the dorsal shield are delineated.

Epistoma (fig. 62): the lobes of the « fish-tail » are narrower, with longer tips than in OUDEMANS' specimen. With regard to it OUDEMANS says (p. 44). « I am doubting of the fact whether the median bifurcate appendage is planted on the base of the fish-tail shaped lip, or if the itself is bifid, like that of *M. marginatus*, *pisentii*, *terreus* etc. » Even with the use of oil-immersion I have failed to see that the trunk of the median appendage continues underneath the fish-tail. It is a prolongation of the edge of the fish-tail itself.

Mandibles (fig. 63). These are not described by OUDEMANS. Of the three teeth, typical for the lower jaw of most *Holostaspis* species, the median one is very small, and the posterior one is placed in the distal third; upper jaw with large subterminal tooth, as long as the terminal one; behind this, a low, rounded blade; and behind this, a perpendicular tooth, almost as large as the subterminal one; behind this an excavation opposite the posterior lower tooth; and then a low tooth.

Pilus dentarius, pilus basalis and flagellum of the shape typical and characteristic of the genus.

Ventral side (fig. 64). The shields have the same net-like, areolated texture as the dorsal side. Sternal shield with the usual 3 pairs of hairs, inserted one pair at the anterior edge,



sublaterally ; one behind the middle of coxæ II ; and the last pair at the posterior angles. Its anterior edge is slightly concave ; the posterior angles acute ; length to width between coxæ II as 5 : 4. Metasternal shields small, oval, not fused with the endopodal shields, but free, and surrounded by thin cuticle, with one pair of hairs.

Epigynial shield triangular in outline, but broadly rounded anteriorly ; slightly wider at the base than it is long, with perfectly straight posterior side, and obtuse posterior angles ; one pair of hairs near the posterior angles.

Ventri-anal shield large, pentagonal ; top backwards, with rounded angles, very slightly longer than it is wide. It bears 6 pairs of setiform hairs, equidistant and at an equal distance from the sides, and the usual 3 circumanal hairs.

### CYRTOLAEAPS Berl.

#### C. transisalæ Oudms.

(Fig. 65-68).

*Département des Pyrénées-Orientales (France).* — Grotte de Sainte-Marie, commune de La Preste, canton d'Arles-sur-Tech, 22th May 1908 ; N<sup>o</sup> 220, 1 ♀.

DISTRIBUTION : Netherlands.

#### FEMALE.

Length : 675  $\mu$ , Width ; 315  $\mu$ , thus slightly longer than OUDEMANS' specimens, which, however, are tritonymphæ.

The dorsal side perfectly resembles that of the tritonympha as delineated and described by OUDEMANS (1901, p. 28-29).

Gnathosoma. Epistoma (fig. 65) resembles that of the typical species, with the only exception of the median triangular cusp being comparatively longer, projecting forward on to a level with the small teeth of the lateral lobes ; it points straight upwards. The top of the lateral lobes with two small median

teeth, one longer interior, and one exterior one, half as long. The interior tooth more than one third the entire length of the lobe, whereas in the typical specimen it attains half the length of the latter. The fine bifurcated, median appendage, situated below the base of the median cusp, was broken off.

Mandibles (fig. 66). OUDEMANS' drawing of these seems to be somewhat cut-and-dried. He is, however, right in saying that the chela is smaller than in *C. nemorensis* and *C. cervus*.

Chela narrow, more than three times as long as it is wide at the base, tapering towards the top. Lower jaw slightly shorter than the upper one, with very short terminal tooth, at the back of which there are two small, blunt teeth of equal size. Upper jaw with large, perpendicular terminal tooth, projecting beyond the top of the lower jaw; farther back, a narrow, thin blade; pilus dentarius very small and placed, not at the edge of the jaw, as is unusually the case, but laterally and subterminally, thus in the same place as in *C. Kochi* Tgdh (compare 1910, pp. 418 to 419, text-fig. 81). This characteristic seems, accordingly, to be a generic feature.

Hypostoma without any peculiarities; it is, however, worth pointing out that the maxillary plates have almost the same configuration as in *C. Kochi*, viz. a. lateral, oval lobe, directed sideways, with a broad anterior fringe.

Ventral side (fig. 67). This differs, naturally, from that of the tritonympha, but also from the other species, the adult (1) females of which are known; and the differences, being to all appearances of a generic, rather than a specific, nature, seem to justify the assumption that the descriptions hitherto existing are not reliable with regard to these characteristics.

As has so often been the case, it is the metasternal shields and hairs that have been overlooked.

(1) It ought to be pointed out, however, that there seems to prevail some uncertainty as to whether the females delineated by BERLESE are really adults or only nymphae. But this does not affect the question of metasternal shields and hairs being present, or not. There is no doubt whatever that, whether the shields are free or fused with other shields, the position of the metasternal hairs indicates which is the case.

My discovery of metasternal shields, with one pair of hairs in the deutonympha of *C. Kochi*, which in other respects, viz. in regard to the configuration of the sternal, genital, and ventral shields agrees with *C. nemorensis*, for example, is a conclusive proof of B. 's drawings being wrong in this respect, as is also OUDEMANS' figure of the tritonympha of *C. transisalae*, in which no metasternal hairs are delineated.

In my specimen we notice the following characteristics: Tritosternum very long, projecting forwards on to a level with the top of the maxillary plates. Sternal shield with 3 pairs of hairs, slightly concave posteriorly; metasternal shields distinct, with one pair of hairs.

Genital shield (fig. 67) triangular top forwards, separated by a narrow strip of thin cuticle from the ventral shield, with net-like texture. It is extremely difficult to make out the configuration of its top, owing to its complete transparency (1).

As far as I have been able to observe, it ends with a rounded, radially striated, tongue-shaped lappet; near the anterior margin of this we notice, however, but to all appearances at the inner side of it, a round median lobe, as long as it is wide at the base, and set off by a pair of narrow incisions from the pointed tips of two narrow plates running backwards along the sides of the shield.

One pair of hairs, the genital ones, behind the middle, and not far from the sides; one pair at the lateral angles; and one pair near the posterior margin.

The lateral angles of the shield are contiguous to the reniform, inguinal shields, situated close behind coxae IV, and pierced by 16 to 18 small pores.

On the strip separating the genital from the ventral shield there is one pair of hairs, and on the ventral shield 4 pairs, the two median ones of which are the longest. The anal shield

(1) Owing to the mite—which had obviously been dead for some time before being captured—being covered by detritus and fungoid matter, I was forced to employ caustic potash to clean it. This procedure, however, unfortunately resulted in its being rendered more transparent and fragile than was desirable.

is broad pyriform, as long as it is wide anteriorly, and with the usual 3 circumanal hairs.

SYSTEMATIC POSITION. As has already been pointed out by OUDEMANS, this species is intermediate to *C. cervus* (Kram.) and *C. nemorensis* (C. L. Kock). The two lateral incisions in the dorsal shield do not meet: it agrees in this respect with *C. cervus*, but the incisions do not curve so much backwards as in that species. As a matter of fact, if the incisions were to meet, the separating line they would form would be of exactly the same configuration as in *C. nemorensis* and *C. Kochi*.

In one respect, however, *C. transisalae* differs from the species mentioned above; the chela mandibuli is narrow, with straight jaws provided with few and small teeth.

#### RELATION OF CYRTOLAEAPS TO GAMASELLUS

The genus *Gamasellus* was established by BERLESE as a subgenus of *Cyrtolaelaps*. Subsequently, he raised it to a genus. In a previous paper I pointed out that in the female of *G. (?) spiricornis* (G. et R. Can) Berl. (1910, p. 427) the metasternal shields are fused with the sternal shield, a characteristic which is presumably also possessed by the other species. This discovery of distinct metasternal shields in the female of *C. transisalae* indicates both genera being still less closely related than has been the opinion prevailing hitherto.

#### PACHYLAELAPS Berl.

*P. pectinifer* (G. and R. Can) Berl.

(Fig. 63-74).

To this species I refer with some hesitation a single female. BERLESE's diagnosis in his great work « Acari; Myriopodi et Scorpiones » is not detailed enough to allow of any absolute certainty of identification. On the other hand, there are several points which strongly argue in favour of both being identical

in spite of small differences that seem to exist. Thus, the epistoma agrees well with the figure given by G. and R. CANESTRINI (1882, pl. 5, fig. 5), if we take into consideration that it is obviously somewhat cut-and-dried, the teeth being of too equal a size, and too regularly placed. It is true, that the mandibles drawn by CANESTRINI are different, both jaws being provided with only two teeth, but then we must bear in mind that they must have been wrongly delineated, since they differ from the figure given by BERLESE, and about the identity of CANESTRINI's and BERLESE's specimens there can be no doubt, as BERLESE has had an opportunity of examining CANESTRINI's type-specimens. The shape of the genitiventral shield is the same in so far as it is longer than wide, rounded anteriorly, and projecting a little beyond the posterior side of coxæ IV, and with the postero-lateral sides forming a line with those of the metapodal-peritrematic shields. It differs in one respect, that of the antero-lateral sides being straight, while in BERLESE's specimen they are slightly concave. This difference may, however, be due to the fact of my specimen being far more extended, and consequently the ventral shield more flat and horizontal than in BERLESE's specimen.

Finally, femur II has a low tubercle as in *P. pectinifer*. In the latter there is, however, also another, lower, one on the femur.

Length : 720  $\mu$ . Width : 450  $\mu$ .

The size is consequently only a little less than in BERLESE's specimen for which G. et R. CANESTRINI give the measurements as 800 and 440  $\mu$ .

Dorsal side resembling that of the Italian form.

Gnathosoma. Epistoma triangular (fig. 69), with wide mucro, truncated at the top, where it is slightly wider than at the base. The edges have 10 to 12 fine, slender teeth of unequal size, and with unequal interstices, often placed two and two close together. The lateral edges of the mucro are perfectly smooth; the top is divided into 5 to 6 lappets, which are subdivided into fine fringes.

Mandibles (fig. 70) with narrow chela, of even width in the proximal two thirds, and twice as long as it is wide. The lower jaw with two teeth of equal size, the terminal one, and one in the distal quarter. Behind the latter there is a small incision, at the back of which the edge is perfectly straight and even. Upper jaw with small terminal tooth, close behind which there is a larger subterminal tooth. On a level between the two lower teeth there is another perpendicular, narrow and pointed tooth, at the front of which pilus dentarius is inserted. Opposite the posterior lower tooth another slightly lower one, behind which the edge is perfectly straight; pilus basalis very small.

Hypostoma (fig. 72). Of the four hypostomatic hairs, which are all very long and setiform, the anterior one, which is the longest, is placed near the top of the hyp. projection; maxillary lobes long and slender.

Ventral side (fig. 73). At the anterior margin of the sterni-metasternal shield there is a narrow transverse shield, demarcated by a fine line. This shield, may possibly be homologous with the jugular shields fused together. As a rule, however, even when jugular shields are present, the first pair of sternal hairs is inserted at the anterior end of the sternal shield, not on the jugular shields, and, as there is one pair of hairs on the ante-sternal shield, this, presumably, signifies that it is not equivalent to jugular shields, but only a modification of the anterior edge of the sternal shield. Sternal shield fused with the endopodal and metapodal shields, extending backwards with deeply excavated hind margin to a level with the middle of coxae IV. Metapodal shields triangular, with straight median, slightly convex, lateral side; longer than they are wide (at the back of coxae IV), and extending backwards a little beyond the middle of the geniti-ventral shield. They are fused with the peritrematic shields into one shield which extends forwards on to a level with the anterior side of coxae I, where it coalesces with the dorsal shield. They bear only one pair of hairs near the posterior end.

Stigmata on a level with the anterior side of coxæ IV; peritremata bending twice slightly outwards, once, between coxæ III and IV, inwards.

Geniti-ventral shield irregularly hexagonal, longer than it is wide (4 : 3), anteriorly rounded, posteriorly truncated. It bears only two pairs of submarginal hairs; one, the genital one, on a line behind the sternal hairs; the other pair at the lateral angles. Anal shield almost equilaterally triangular, with truncated anterior margin slightly convex sides, and obtusely pointed end. It has the usual three circumanal hairs.

On the portion of soft cuticle surrounding the shields there are two pairs of hairs; and at the posterior margin of the body there are three pairs.

#### Legs.

Legs II larger than the others (fig. 74 *a*); femur thick, as wide as it is long, and with one perpendicular, conical, obtusely rounded tubercle, ventrally, a little in front of the middle. On a level with the tubercle a perpendicular bristle. Near the anterior margin of the trochanter and genu respectively a stout bristle, directed obliquely forwards and downwards. Tarsus with well demarcated basitarsus, curved slightly downwards and ending in a strong spur, at the dorsal side of which the ambulacra are articulated (fig. 74 *b*): a little behind the ambulacra there is a very stout, horn-shaped bristle, projecting beyond the top of the tarsus, and still farther back there is, on the external side, another shorter and conical, but yet very large, bristle.

#### **PROTOLAE LAP S** nov. gen.

(Fig. 75-86).

In a previous paper (1910) the author described a nympha found in the nest of a lemming, which was provisionally referred to *Gamasellus* BERL. and named *G. brevispinosus* TGDH on account of the numerous short bristles on the legs.

The same nymphae, together with some males and females undoubtedly belonging to the same species, were found in the present collection, a fact which renders it possible at least to discuss the systematic position of the species.

The first thing that strikes us when examining the present species is the extraordinary resemblance of the female to that of *Laelogamasus simplex* BERL.

If we compare BERLESE's drawing (1906, text-fig. 19, p. 114) with my figure 85, we notice that in both the sternal shield has 4 pairs of hairs in exactly the same places, a fact which, as pointed out by BERLESE, justifies the conclusion that in both the metasternal or paragynial shields are fused with the sternal shield, not, as is usually the case, with the third pair of endopodal shields, which, on the contrary, in the present two species are free.

Further, in both species the epigynial shield is rounded anteriorly, truncated posteriorly, and separated from the large ventri-anal shield which covers almost the entire post-coxal part of the belly, and has a median rounded projection posteriorly. Furthermore, the characteristic sculpture of the shields and the shape of the bristles is the same.

On closer examination we notice, however, some differences which strongly oppose any attempt at referring the present species to *Laelogamasus*. Thus, in the male of our species the sterniti-metasternal shield is distinctly demarcated from the ventri-anal one, whereas in *Laelogamasus* they seem to have coalesced. I use the word « seem » on purpose, because BERLESE curiously enough, since he is inclined to regard the genus as a primitive one, omits to tell us anything about this feature. From the fact that he mentions only *Trachygamasus* and some *Parasitus* s. str. (1906, p. 76) as exceptions to the rule (1906, p. 67) « Mas scuto unico in ventre protectus » we may, however, safely infer that in *Laelogamasus* the sterniti-metasternal shield is fused with the ventri-anal one.

The mandibles of the males exhibit further differences. Those



of *L. simplex* are of the typical *Parasitus* shape, while in our species they bear a strong resemblance to the *Laelaps*-type.

Amongst the *Parasitinae* there is, however, one genus which greatly resembles our species, viz. *Euryparasitus* Oudemans. In that genus there is an anterior and a posterior dorsal shield; the ♀ epigynial shield is rounded anteriorly; no distinct metasternal shields exist, as they are coalesced with the sternal shield; and the epistoma is triangular. *Euryparasitus* is, however, too singular and aberrant in the shape of its ♂ mandibles and ♂ legs II to allow of any idea of referring our species to it.

The endeavour to find a place for our species amongst the *Parasitinae* having so far proved futile, we proceed to the *Laelaptinae*. In that sub-family there is one genus in which the ♂ legs II bear processi, viz. *Pseudoparasitus* Oudemans (1) (= *Hoplolaelaps* Berl.).

In *Pseudoparasitus*, however, the 1 anal shield is not fused with the ventral one, and the dorsal shield is single.

Consequently, it becomes evidently necessary to establish a new genus for the present form, which I propose to call *Protolaelaps*, because I consider it a genus with some primitive characteristics, which place it together with some other genera close to the point where the *Parasitinae* and *Laelaptinae* originate.

#### DIAGNOSIS.

Two dorsal shields. Epistoma triangular, pointed. Male sterniti-metasternal shield separated from ventri-anal one. Female epigynial shield anteriorly rounded, separated from the large ventri-anal shield. Metasternal shields in both sexes fused with sternal shield. Male legs II with calcar femoralis. Ambulacres I without empodia. Male

(1) Oudemans refers *Pseudoparasitus* to the *Parasitinae* only on account of the presence of processi on ♂ legs II. This is, however, going too far, and attaching too great importance to a single characteristic. The ♂ legs II have processi of a type quite different from that of the *Parasitinae*, and the ♂ chela mandibuli is of the *Laelaptinae*-type. Berlese is therefore undoubtedly justified in referring the genus to the *Laelaptinae*.

chela mandibuli narrow, with lanceolate digitus fixus, and ensiform calcar. Type : *P. brevispinosus* (Tgdh).

***Protolaelaps brevispinosus* (Tgdh).**

Syn? *Cyrtolaelaps mucronatus* (G. et R. Can) BERL. (1887).

1910, *Gamasellus brevispinosus* Tgdh (1910, p. 422-5).

COMPARISON BETWEEN *P. BREVISPINOSUS* AND  
*CYRTOLAE LAP S MUCRONATUS* (G. et R. Can).

In the genus *Cyrtolaelaps* BERL., *C. mucronatus* (G. et R. Can) BERL. occupies in several respects an isolated position.

Thus the body is broad pyriform in outline, with the greatest width far back, in the posterior third, consequently quite different from that of the other species, in which it is broadest in the middle, or of almost equal width for a long way. Furthermore, ambulacres I have membrane, and the ♀ chela mandibuli is very narrow, more like that of the genus *Zercon* than of *Cyrtolaelaps*.

As only the female of *C. mucronatus* was known, it was impossible to ascertain whether it was rightly referred to *Cyrtolaelaps*, or not. The fund of both sexes of *P. brevispinosus* throws some light on this question.

A comparison between the female of *P. brevispinosus*, and that of *C. mucronatus* (1), elicits the following facts.

The shape is identical in both; the shape of the two dorsal shields is the same, as is also the configuration of the line of demarcation between the shields. The anterior dorsal shield of both has anteriorly a pair of small bristles. The shields of *P. brevispinosus* TGDH have each two pairs of hairy bristles (fig. 75 a), whereas BERLESE only mentions and delineates one pair on each. The other two pairs are, however, smaller and less conspicuous, as they do not project beyond the margin of the body, and have very likely been overlooked by BERLESE. G. and R. CANESTRINI, on the other hand, have noticed the

(1) According to G. and R. CANESTRINI's and BERLESE's descriptions and drawings

second pair of the posterior shield (1882, p. 55) « la posteriore (scudo) ha due setole pennate sull' orlo posteriore presso la linea mediana e due altre un po' innanzi ed all' esterno delle precedenti ».

The shape of the epistoma is very nearly the same, the only difference — in *C. mucronatus* the edge has 4 small teeth (1882, pl. 5, fig. 9), while in *P. brevispinosus* it has only two — is no greater than that not infrequently found in different individuals of the same species.

The mandibles differ also slightly, not with regard to their shape, but as to their dentition; but hardly enough to imply a specific difference, the more so as CANESTRINI's figures, and those of BERLESE, also differ slightly from one another, and together with *P. brevispinosus* form an unbroken series, in which BERLESE's specimen occupies an intermediate position.

The mandibles of all three specimens have 4 teeth in the lower jaw, equidistant, and of subequal size. In CANESTRINI's specimen the upper jaw has 6 teeth besides the terminal one; all of uniform size. In BERLESE's drawing we notice that the posterior tooth has moved farther back; that the next two are set more closely together than the others; and that the next first has diminished in size, as compared with the mandible delineated by CANESTRINI.

In *P. brevispinosus* the posterior tooth is reduced, and the next first and second, which in BERLESE's specimen were set closely together, have quite coalesced and become so reduced in size as only to enable us on close examination to notice two extremely minute teeth.

The ventral side of *C. mucronatus* has not been described by CANESTRINI. BERLESE's description is very superficial, and his drawings do not impress one as being very accurate, but rather cut and-dried (1).

(1) Thus, the epigynial shield is almost a quadrate, a feature unknown in the *Parasitinae*: most of the sternal hairs, and the two epigynial hairs, are missing; and the hairs of the ventri-anal hairs obviously placed at random, etc.

Yet, making allowance for this fact, both figures agree in some essential respects. The sterniti-metasternal shield has exactly the same shape in both, and close to its posterior margin there are two pairs of hairs. Furthermore, inguinal shields are present in both; they are, moreover, of the same shape, and in the same places, viz. on a level with the anterior edge of the ventri-anal shield; and the ventri-anal shield has almost the same shape.

From the comparison made above there can be no doubt that *C. mucronatus* must be referred to the gen. *Protolaelaps*, and there is also, in my opinion, very little doubt as to *P. mucronatus* and *P. brevispinosus* being synonymous, a question which BERLESE will easily be able to settle.

LOCALITY. *Département de l'Ariège (France)*. — Grotte de Peyort, commune de Prat-et-Bonrepaux, canton de Saint-Lizier, 5th July 1904; N° 139, — 2 adult ♀.

Grotte inférieure du Queire, commune de Biert, canton de Massat, 17th September 1909; 1 adult ♂, 2 adult ♀, 2 nymphæ,

Ruisseau souterrain d'Aulot, commune de Saint-Girons, canton de Saint-Girons, 14th September 1909; N° 293, — 1 nymphæ.

#### DESCRIPTION.

With regard to the nymphæ I refer to the description of it given in a previous paper (1910, p. 422-425).

Male. Length: 850  $\mu$ . Width: 500  $\mu$ .

Female. Length: 900  $\mu$ . Width: 585  $\mu$ .

#### MALE.

Colour dark-brown. Texture finely punctured and differing consequently from that of the nymphæ, which on the dorsal side exhibits a net-like texture formed by very low ridges.

The dorsal side (fig. 75 a) is covered by two shields, separated by a narrow, transverse strip of soft cuticle, which

is of an even width throughout and concave anteriorly. The shields leave only a narrow band of finely striated cuticle along the sides unprotected, from the shoulders backwards. The length of the anterior shield is 500  $\mu$ . Its shoulders are well set off; in front of them the shield slopes downwards abruptly, so that a narrow band along the anterior margin is set off, as it were, as a distinct marginal shield; at the extreme anterior end of it a pair of short, stout bristles is inserted, closely together (fig. 75 *b*).

The posterior margin of the anterior shields projects slightly in the middle; the antero-lateral angles are rounded; the posterior edge is truncated between the two hairy bristles.

The shields bear regularly placed hairs, which are of two kinds, viz. ordinary setiform, slightly curved and pointed ones, lying flat and straight, more perpendicular, longer bristles which are of a uniform width throughout, and slightly plumose at the top. Of the setiform hairs there are about 18 pairs on the anterior, and 24 on the posterior shield, the position of which is shown in figure 75 *a*. There are 4 pairs of bristles, 2 on each shield, placed as follows: One pair, pointing straight outwards and forward, inserted at the shoulders (« scapulares » BERLESE); one pair farther back and more inwards than the former, at a distance of twice their length from them and pointing in the same direction; one pair at the posterior margin, separated from each other by nearly twice their own length; between them the margin is perfectly straight; and finally, one pair in front of, and a little more lateral than, the former, about the same distance from the lateral edge as from the posterior bristle.

GNATHOSOMA. The epistoma (fig. 76) is triangular, slightly longer than it is wide at the base, with slightly concave sides, smooth edges and finely pointed top.

The mandibles (fig. 77) are of *Laelaptine*-type, with narrow chela, of even width throughout. The upper jaw is much shorter than the lower one; it has in the distal third 4 sharp, conic-

cal and perpendicular teeth, set closely together. Pilus dentarius not placed ventrally (at the lower edge), as is usually the case (1), but on the external, lateral side; it is also of an exceptional shape, being stout and conical, and pointing straight forward.

The lower jaw is flattened laterally to a thin, ensiform appendage which is of even width throughout until the distal third, where it tapers gradually towards the rounded top; on its interior (median) side we notice a shallow furrow, of even width, as long as the jaw, and half as wide; calcar mandibuli is narrow,  $\frac{2}{3}$  as long as the jaw, and tapering gradually throughout towards the top; as far as I have been able to discern, it is fused with the calcar only with its distal third.

Palpi (fig. 78). First joint as wide at its base as it is long, with the ventral edge projecting at an obtuse angle in front of the middle; two hairs ventrally, posterior one small, slender and straight, pointing perpendicularly downwards; anterior one inserted at the top of the projection. S-shaped, flexible, two and a half times as large as the other, and pointing obliquely forward. The second joint is slightly club-shaped, and cut off obliquely at the top, so that the dorsal side is twice as long as the ventral one; it bears 3 small, but rather stout, hairs, two dorsally, the other internally in the middle and on a level with the posterior one. The third joint is as narrow as the base of the second, cylindrical, and nearly twice as long as it is wide; ventrally, in the middle provided with one straight bristle of uniform width throughout, and blunt at the top (for arrangement of other hairs see fig. 78). The fourth joint is slightly shorter than the third one, slightly widening distally with 5 to 6 hairs dorsally, and one ventrally and distally. Fifth (terminal) joint half as long and scarcely more than half as wide as the fourth, obtuse at the top, with long, bifurcated

(1) Exceptions from this rule are *Cyrtolaclaps* s. str., in which it is reduced to a round pore, placed laterally near the top of the jaw (TRÄGÅRDH 1910, p. 418-419, fig. 81), the parasitic *Laelaptine* (ibid. p. 438) and probably most of the *Uropodinae*, in which it is greatly reduced or entirely missing.

bristle exceeding the length of the joint, and numerous, finely pointed, tactile hairs.

Hypostoma (fig. 79). The 4 hypostomatic hairs are arranged as follows : one hair, projecting as far as the top of the maxillary lobes, is inserted at the base of these ; two hairs on an obliquely transverse line, half-way between the anterior and the posterior pair ; of these the lateral one is much smaller than the median one. The posterior pair is inserted laterally, straight behind the lateral, median pair, and half-way between the base of the maxillary lobe and that of the hypostoma. The maxillary lobes are bent upwards and inwards, so as to become scarcely visible on a ventral view ; they are narrow, slightly curved and project to the middle of the maxillary plates. Between the lobes and the plates the edge has a small, triangular blade.

The maxillary plates are of even width, with parallel edges in the distal half, but taper gradually further forward, towards the finely pointed, lanceolate, terminal slips, which attain a length of only one third that of the plates ; posterior half of the tapering edge is finely serrated, the anterior half is 5 to 6 pectinated.

Ventral side (fig. 80).

Tritosternum. The trunk is shorter than wide at the base ; the slips are very narrow, setiform, with only a few hairs.

No jugular shields.

The sternal shield is completely fused with metasternal shields into one, which, by a narrow strip of soft euticle, is demarcated from the ventri-anal shield ; the anterior margin is excavated in the middle, where the genital aperture is situated ; truncated posteriorly, with rounded angles ; it extends backwards beyond the middle of coxæ IV. There are 5 pairs of hairs, viz. the 3 pairs of sternal hairs, the metasternal, and the genital pair. They are placed as follows : one pair near the anterior margin, on each side of the genital aperture ; one pair on a level with the middle of coxæ II ; one on a level

with coxae III ; one pair on a line between coxae III and V ; and one pair at the postero-lateral angles.

The genital aperture is protected by a narrow, transverse, oval shield, two and a half times as wide as it is long, situated in a shallow excavation of the sternal shield.

The ventri-anal shield is essentially of the same shape as in the female (fig. 85), but larger, extending forwards to the posterior edge of coxae IV. The posterior part is, as in the female, set off from the rest by two lateral incisions as a semi-circular shield, in the centre of which the anal aperture is situated, rising together with the surrounding portion above the level of the surface.

The hairs are present to the same number and in the same position as in the female.

The legs, are very characteristic through the great number of hairs inserted on low, semispherical tubercles.

Legs I (fig. 81 *a*) are more slender than the others ; coxa, as usual, bent upwards like a knee in the middle ; trochanter with angular, projecting, ventral edge, provided with one short, stout bristle dorsally, in the middle : one sub-ventrally and exteriorly behind the middle, and pointing perpendicularly downwards, 4 small hairs in a ring near the anterior margin. Basifemur narrow, cylindrical, as long as it is wide, and half as wide as the trochanter, distinctly demarcated from the telofemur, with which forms an obtuse angle ; the latter widens from its base towards the middle, whence it is of an even width ; it bears a ventral row of 3 short, poniard-shaped, almost equidistant bristles, inserted on low tubercles ; dorsally, in the middle, one similar, but only half as long, bristle ; and dorsally, near the anterior margin, two similar ones, set closely together. Genu of equal width throughout, twice as long as it is wide and bent in an even curve downwards ; it has one stout bristle ventrally, and distally, inserted on the anterior side of a knob-like tubercle ; interiorly two bristles, one behind the other, on low tubercles ; dorsally 5 to 6 smaller bristles.



Tibia slightly narrower than genu, bent downwards near the base, and widening slightly towards the anterior half, which is of even width ; its hairs, especially the ventral ones, are longer and more slender than those of the proximal joint. Tarsus ventrally, near the base, with a short fissure ; it is as wide as the base of the tibia, of even width throughout, and straight for the greater part of its length, being only slightly bent downwards near the top ; it is plentifully provided with setiform, tactile hairs, especially dorsally and distally, where 14 to 16 hairs are situated, varying in length from one third to one half that of the tarsus ; between the dorsal hairs at the top of the tarsus there are 3 to 4 finger-shaped appendages (fig. 81 *b*).

Ambulacres with two well developed claws which are, however, smaller than those of the other legs ; (compare figs. 81 *b* and 82 *b*) the caruncle is greatly reduced and appears as a low, hyalin collar round the base of the claws.

Legs II (fig. 82*a*) are larger than the other legs, nearly to the extent exhibited in *Parasitus* s. str. Thus the width of the genu II to genu I is as 20 : 13 ; the width of trochanter II to trochanter I as 27 : 19.

Trochanter with projecting ventral edge, slightly wider at the base than it is long ; with one hair in the middle, ventrally. Femur with distinctly demarcated, narrow basifemur, of even width throughout, except at the base ; dorsally, it bears in the anterior half two stout bristles, set on low tubercles, and one setiform hair, ventrally ; at the back of the calcar femoralis, one finely pointed, perpendicular hair, as long as the telofemur. Calcar femoralis straight, half as long as the telofemur, constricted at the base, and bluntly pointed at the top ; both edges convex, the anterior one more so, and flattened to a thin edge. Processus axillaris a straight, short bristle, nearly half as long as the calcar, and inserted on a tubercle, half-way between the calcar and the anterior margin of the joint. Genu with 3 dorsal and two sub-dorsal bristles on low tubercles ; processus genualis articulated to the genu, which means that

it is a modified bristle ; it is horn-shaped, almost twice as long as it is wide at the base, curved slightly forwards and placed near the anterior margin. Tibia with two dorsal, one sub-dorsal, external, bristle, all set on low tubercles ; processus tibialis also articulated, similar in size and shape to processus genualis, only slightly blunter at the top. Tarsus with distinctly demarcated, very short basitarsus, only half as long as it is wide ; at the demarcation-fissure it is slightly bent downwards, tapering gradually towards the top, where it is pointed (on lateral view) ; it has straight, finely pointed hairs, varying in length from half to one third that of the telotarsus ; two of these hairs are placed ventrally in the proximal third, 3 to 4 dorsally and sub-dorsally ; behind the anterior one of the ventral ones there is a strong, finely pointed bristle, bent sharply forwards near the base, so as to run parallel with the telotarsus.

The ambulaeres (fig. 82 *b*) bear a very remarkable resemblance to those of *Trachygamasus* BERL. (BERLESE, 1906, pl. 6. fig. 1) ; superunguinal lobes large, triangular, rounded at the top ; at the base of the claws two short, curved, finger-shaped, to all appearance soft secondary claws ; subunguinal slips narrow, lanceolate, larger than the superunguinal lobes.

#### FEMALE.

The female is a little larger than the male and differs from it in the following respects :

The epistoma (fig. 83) is a little narrower at the base than in the female, with straighter edges, which have in the middle two pairs of short and narrow, pointed teeth, set closely together.

The mandibles (fig. 84) are of exactly the same shape as in the nympha (compare TRÄGÅRDH, 1910, fig. 94), with narrow chela ; length to width as 53 : 20. The upper jaw is a little longer than the lower one, rounded anteriorly, with terminal tooth ventrally excavated to receive that of the upper jaw ;

behind the excavation 5 low and broad teeth; on a level with the median one of these the small, inconspicuous pilus dentarius is placed; pilus basalis small, curved, inserted on a level with the base of the lower jaw, immediately behind the small incision which is always to be found in the upper jaw, although sometimes higher up, sometimes lower down on the jaw; lower jaw with 4 teeth of subequal size, the two posterior ones set more closely together than the others.

The palpi and hypostoma are uniform with those of the male.

Ventral side (fig. 85).

No jugular shields. The sterniti-metasternal shield projects backwards to the middle of coxae III; it is fused with the endopodal shields I and II, but the endopodal shields are free, the metasternal shields being fused with the sternal shield as in *Gamasellus* TRÄGÅRDH (1910, fig. 102) and *Laelogamasus* (Berlese, 1906, textfig. 19). The anterior margin is only very slightly concave, the posterior one more deeply excavated; 4 pairs of hairs, the anterior of which are inserted in a straight line, one behind the other, the foremost one being inserted as far from the middle as from the lateral margin; the fourth pair is placed submarginally in the posterior angles, and points backwards.

The epigynial shield is trapezoidal, broadly rounded anteriorly, with obtusely rounded posterior angles; greatest width to length as 11 : 12, width anteriorly 8; it projects backwards beyond coxae IV with its posterior third; one pair of submarginal hairs on a level with the posterior margin of coxae IV. Ventral and anal shields fused into one large shield of the same shape as in the male, but a little smaller, the strip of soft cuticle between the epigynium and the ventri-anal shield being broader; it has 6 hairs of hairs on the ventral part, placed as shown in figure 85, and 3 smaller hairs on the anal part. In front of the shield there are 4 small hairs in a transverse row, and on its external side 3 pairs, as large as the

ventral hairs. Inguinal shields present, narrow oval, on a level with the anterior edge of the ventri-anal shield. Stigmata on a level between coxae III and IV; peritremata running forwards, slightly beyond the shoulders.

The legs. Legs I are of exactly the same shape as in the male. Legs II shaped so exactly like those of the nympha delineated, that the figure might just as well represent legs II of the female.

### HAEMOGAMASUS Berl.

#### *H. hirsutus* Berl.

(Fig. 87-89).

*Provincia de Huesca (Spain).* — Cueva de abajo del Collado ou Cueva de las Guixas, commune de Villanua, canton de Partido de Jaca, 30th August 1905; N<sup>o</sup> 55 g, 1 ♂, 3 nymphae.

DISTRIBUTION : Italy and Germany, in moles' nests.

The nymphae entirely agree with OUDEMANS' description and drawings.

As to the male, there are a few additions to be made to his description. Besides, the mandibles differ, but not to such an extent as in my opinion to justify the establishment of a distinct variety.

Mandibles (fig. 87). The upper jaw of a very peculiar shape, widening considerably from the base towards the middle. This is chiefly due to the presence of a high blade at the dorsal edge, increasing in width forwards and ending abruptly with an acute angle a little beyond the middle of the jaw. The ventral edge of the jaw is concave in the middle; in front of the blade the jaw tapers to a narrow, finger-shaped appendage, which is bent at a right angle upwards. Pilus dentarius present in the middle of the tapering base of the appendage, small; pilus basalis submarginal, at the base of the jaw. The upper jaw has to all appearances the calcar fused with the jaw as far as to where both bend downwards at a right angle; here

they part and form together a structure which vividly recalls a spanner.

Palpi (fig. 88). The first joint has ventrally, as already observed by OUDEMANS, a thin, spool-shaped hair.

A remarkable feature on the ventral side is the great number of hairs. The ordinary 5 pairs of hairs are, however, also present in the usual places, and easily recognized by their greater size.

The legs (fig. 89 *a*). Legs II are thicker than the others, and provided with powerful bristles, ventrally; three on femur, one on genu, one on tibia, and two on tarsus. At the top of the tarsus there are, on the contrary, no bristles.

Ambulacres (fig. 89 *b*) with finely serrated subunguinal lobe.

#### Subfam. *Laelaptinæ*

##### *EULAELAPS* Berl.

##### *E. arcualis* (K) Berl.

(Fig. 90-93).

*Provincia de Huesca (Spain)*.—Cueva de abajo del Collorada ou Cueva de las Guixas, commune de Villanua, canton de Partido de Jaca, 30th August 1905; N<sup>o</sup> 53 g, 2 ♀.

DISTRIBUTION : Italy, Germany, Netherlands.

The present specimens differ slightly from BERLESE's description and figures. The differences are, however, too small to justify a distinct variety being established. Besides the differences treated below, there are a few additions to be made to B's description, which is incomplete in several respects.

#### FEMALE.

Length: 1035  $\mu$ . Width: 760  $\mu$ ; thus of the ordinary size.

The general shape and the configuration of the different ventral shields are almost the same as in the typical form.

The epistoma (fig. 90) is longer, and of the teeth at the edge, of it, 3 to 4 terminal and subterminal ones are much longer than the others, which are comparatively smaller than in the typical form.

Mandibles (fig. 91). Lower jaw with longer terminal tooth; behind the posterior tooth the edge is perfectly straight. Upper jaw with only one tooth behind pilus dentarius; pilus basalis submarginal.

Ventral side (fig. 92).

Sternal shield with the usual 3 pairs of sternal hairs; one pair at the anterior margin; one laterally on a level behind the middle of coxae II; and one pair on a level between coxae II and III. Metasternal shields either completely reduced, or very small and fused with the endopodal shields, which are narrow, and coalesced with the metapodal shields, bearing one pair of hairs.

Epigynial shield fused with ventral shield. The border between the two is, however, demarcated by a pair of narrow incisions at the sides, on a level behind coxae IV. These incisions are narrower than in the female delineated by BERLESE, and point obliquely forwards. The portion in front of them, the epigynial shield, bears only one pair of hairs, submarginally, on a level with the posterior side of coxae IV; the rest, the ventral shield, bears very numerous hairs.

Inguinal shields of the typical shape, with net-like texture; no hairs.

Stigmata not placed so far back as in B's figure, but on a level between coxae III and IV; peritrematic shields larger, extending backwards on to a level with the posterior side of coxae IV, so as to become contiguous to the inguinal shields. Near the posterior margin there is another stigma or stigma shaped depression much smaller than the ordinary one.

Legs. Legs II larger than the others.

**HYPOASPIS** Can.**H. aculeifer** G. Can.

(Fig. 94-97).

*Province d'Alger (Algérie).* — Grotte Rhar Ifri, Djebel Bou-Zegza, commune de Saint-Pierre, Saint-Paul, Algiers, 12 septembre 1906 ; N° 169, 1 ♀.

DISTRIBUTION : Italy.

Of this very characteristic species there is one female in the collection, containing a single large egg.

There are a few additions to be made to CANESTRINI's and BERLESE's descriptions, besides which the present specimen differs slightly in some respects.

Length : 570  $\mu$ . Width : 450  $\mu$  ; it is thus slightly shorter than CANESTRINI's specimens.

The dorsal side agrees perfectly with the typical form.

Gnathosoma. Epistoma shaped as in the typical form.

Mandibles (fig. 94), on the other hand, differing from those delineated by BERLESE ( ). In the lower jaw there are, besides the terminal tooth, two conical teeth, as long as they are wide at the base ; the posterior one is larger than the anterior, and placed in the middle, whereas the anterior one is placed a little closer to the posterior than the terminal tooth. Between the teeth the edge is perfectly straight. Upper jaw, as usual, slightly longer than the lower one, with two small teeth at the back of the terminal tooth ; behind these, a small incision ; then a very small, and then a large tooth, on a level with which pilus dentarius is inserted. Behind, there is a straight edge with 6 to 8 small, subequal teeth (6 in one, 8 in the other chela) ; behind this, the edge rises gradually backwards, with two short, but at the base rather wide, teeth. Pilus basalis small ; flagellum of usual shape.

The hypostoma and the palpi do not exhibit anything remarkable.

Ventral side. The sternal hairs cannot have been correctly delineated by BERLESE, as their arrangement does not agree with that of my specimens ; and this feature, the arrangement of the sternal and metasternal hairs, is, as far as we know, never subjected to any variation. BERLESE only draws 3 pairs of hairs, which is obviously not in accordance with the facts, since there are always 4 pairs of them.

It is evident that B. has overlooked the anterior pair, which is placed at the anterior margin of the sternal shield. B's anterior pair is in reality the second one, inserted on a level behind the middle of coxae II. The next pair is correctly placed by B., viz. on a level between coxae II and III, but the posterior pair is placed at the posterior margin of the sternal shield, whereas in reality it is inserted farther back, in the angle between coxae III and IV, exactly as in *H. miles* BERL., where it is correctly delineated. It is not surrounded by any small plates as is the case in *Holostaspis*, *Eviphis*, and others, for instance.

The epigynial shield bears one pair of hairs, inserted at the very margin, on a level with the posterior side of coxae IV.

The stigmata (fig. 95) and base of the peritremata are surrounded by a narrow peritrematic shield, whose portion behind the stigmata is three times as long as the portion in front of it. It tapers gradually backwards, with even median, wavy lateral margin, and is obliquely truncated at the top.

Legs. Legs II (fig. 96) thick, with femur, genu and tibia of subequal length, but decreasing successively in width. Tarsus a little more than half as wide as tibia, with distinctly demarcated basitarsus. On femur, one stout, perpendicular bristle, ventrally, in the middle ; on genu, one smaller one, ventrally, in front of the middle ; on tibia two bristles, as large as the femoral one, in a transversal row near the anterior margin, ventrally. Tarsus with two slightly curved, stout bristles at the top ; two dorsally, near the top ; and two, one behind the other, ventrally.

Legs III with two similar bristles ventrally, in a trans-



verse row on genu and tibia; legs IV with one on genu, two on tibia.

Length of the legs : I, 660  $\mu$  ; II, 480  $\mu$  ; III, 440  $\mu$  ; IV, 680. Thus, the second and fourth pair are shorter than in CANESTRINI'S specimen, in which they are 520 and 800  $\mu$  long respectively.

Subfam. **Dermanyssinæ.**

**LIPONYSSUS** Klti.

**L. lepidopeltis** (Klti).

(Fig. 98-102).

*Département de l'Ariège (France).* — Grotte de Tourtouse, commune de Tourtouse, canton de Sainte-Croix, 9 août 1907; N° 209.

DISTRIBUTION : Austria, Netherlands.

To OUDEMANS' description of this species the following additions are to be made.

MALE.

The mandibles (fig. 28) have not been studied by O. under sufficient amplifications, so as to enable him to discern every detail. Thus, his drawing is imperfect (1903, pl. 10, fig. 13, 14). We notice that the lower jaw is longer than the upper one, with a very large perpendicular terminal tooth; along the side of the jaw there is a narrow, thin and falciform appendage, curving slightly upwards near the top, and exceeding the jaw by nearly one third of its own length. It is fused with the jaw in the basal third. Lower jaw thin, blade-like, slightly constricted at the base, rounded at the top, and with a low, rounded subterminal tooth, on a level with which the small pilus dentarius is inserted. The flagellum consists of only 3 to 4 small slips.

Maxillary palpus (fig. 99). The thin ventral blade of joint I attains a width of one quarter the entire joint; its edge is convex, and it has one small bristle, distally. For the other details I refer to the figure.

Hypostoma (fig. 100). Owing to the extreme minuteness of these parts, it is difficult to gain a thorough insight into their exact structure. The maxillary lobes are thin, hyalin, and very narrow and rounded; at the top they are attached to the exterior side of the maxillary plates, near their base. The latter are bifid at the top, with the lobes narrow and rounded at the top; edges without fringes.

The epistoma is narrow, tongue-shaped, with even edge.

#### FEMALE.

OUDEMANS' statement of the hypostoma and palpi of the female being like those of the male is not strictly correct. The ventral blade of joint I is twice as wide in the female, but shorter, and its edge is anteriorly serrated. The maxillary lobes and plates are considerably shorter, but their shape seems to be the same as in the male.

The mandibles (figs. 101 *a* and *b*). The lower jaw is longer than in the male (5 : 4), with very short terminal tooth, and even edge. The upper jaw is curved like a hook at the top, the hook being slender and pointed. The distal third of the jaw at the back of the hook is flattened dorso-ventrally, with a ventral groove to receive the top of the lower jaw. The exterior edge at this part of the jaw widens, and has two small hooks, directed slightly backwards, the posterior one of these being only half as long as the anterior. At the curve, dorsally, the small pilus dentarius is inserted (1).

(1) OUDEMANS has mistaken the upper jaw for the lower one. He says (1903, p. 132). « Mandibles chelate, the movable finger with a hook distally, which is outside provided with two smaller hooks, and a little knot ». As a matter of fact, this statement holds good as to the upper jaw. In order to dispel all doubts as to the correctness of my statement, I refer to figure 101 *b*, where the mandible is delineated in situ on a specimen regarded from the ventral side. I may add that the « little knot » mentioned by O. is the pilus dentarius.

**Liponyssus spinosus** Oudms.

*Département de l'Ariège (France).* — Grotte de Tourtouse, commune de Tourtouse, canton de Sainte-Croix, 9th August 1907; N° 209, 1 ♀ with one embryo.

DISTRIBUTION : Netherlands.

The ventral shield of my specimen is smaller than in OUDEMANS' specimens.

Subfam. **Spinturnicinæ.****SPINTURNIX** v. Heyden**S. murinus** Walek.

(Fig. 103 — 106).

*Département de l'Ariège (France).* — Grotte de Tourtouse, canton de Sainte-Croix-de-Volvestre, 9th August 1907; N° 209; numerous specimens.

*Provincia de Santander (Spain).* — Cueva de Hornos de la Pena, ayuntamiento de San Felices de Buelna, partido de Torrelavega, 20th April 1909; N° 268, 1 female.

DISTRIBUTION : Europe.

As this species is well known, I only give a few drawings of its mouth parts.

The mandibles (fig. 103) of the male have a very peculiar shape, which obviously serves a double purpose. The real chela is narrow, hyalin and ensiform, with thin jaws, which are not antagonistic but lie pressed closely together side by side, so that the upper edge of the lower one is congruent with that of the upper jaw. The upper edge of the lower one and to a large extent the lower edge of the upper jaw are provided with very sharp, backwardly directed, teeth, presumably acting as barbs.

The calcar mandibuli is large, bent like a hook downwards and backwards, almost in a semicircle, wider at the base than the chela, and above all more strongly chitinized, tapering gradually throughout and ending in a fine point.

As to the probable use of these different parts, it seems that the chela with its fine teeth acts as a saw with which the mite penetrates the skin of the host, whereas the calcar acts as a hook for getting the gnathosoma securely attached to the wound.

The palpi (fig. 104) are about twice as long as the mandibles and bear only small hairs, except one stout, perpendicular bristle on the 2nd joint subventrally and terminally. The terminal joint is very small, appendiculiform, but provided with numerous small tactile hairs.

The mandibles of the female (fig. 105) are of quite a different shape, the basal half being wide and of equal width, whereas the distal half tapers abruptly to less than one quarter of that of the basal half, ending with a narrow chela, both jaws of which cover up one another when closed. The jaws are provided with 4 to 5 sharp teeth, pointing slightly backwards.

The hypostoma (fig. 105). I have been unable to discern the structure of this as closely as might have been desirable. This applies especially to the maxillary lobes, which on my preparations (1), seem to be entirely absent. The maxillary plates are narrow, ensiform, with smooth edges without fringes, and seem to be more strongly chitinized than is usually the case.

Of the 4 hypostomatic hairs, which are placed almost in a longitudinal row, the first three are inserted more closely to one another than to the hindmost. The median ones are small and inconspicuous. The anterior one almost twice as long and the posterior one half as long again as the anterior one.

(1) Where they are seen in side view.

Subfam. **Zerconinae**.**ZERCON** C. L. Koch.**Zercon** (?) sp.

(Fig. 106-108).

*Province de Constantine (Algérie)*. — Grotte de l'Ours, Djebel Taya, commune d'Aïn Amara, 24th October 1906; N° 184, — 1 nympha.

As there is only one nympha of this species in the collection, I consider it most appropriate not to give any name to it, as it was impossible to give a full description of it. It has only provisionally been placed in this genus, to which it is probably not referable; but I know of no better place for the time being.

Length : 380  $\mu$ . Width : 260

The shape is oval, anteriorly pointed, posteriorly well rounded. The colour is a whitish-yellow. The dorsal side is protected by a single shield which covers its entire surface. The texture of the shield is net-like, the net being formed by irregular, raised ridges which leave shallow, polygonal areas between them. The hairs of the shield are very finely pointed and curved; all of uniform size.

The surface is to a large extent covered by organic detritus, amongst which scales, probably of some Thysanura or Collembola, are the most conspicuous constituents (fig. 108).

**Gnathosoma.**

Although I have used oil-immersion, it has been impossible to discern the exact shape of the epistoma, and the mandibles were retracted within the body. The palpi and the hypostoma show no peculiarities.

The legs, on the other hand, possess some characteristics; thus, tarsi I have a slight constriction behind the middle, in front of which they are of equal width throughout, as far as the

top, which is truncated. The distal half of the tarsi is provided with a comparatively very large number of fine hairs, most of which are half as long as the joint, and some still longer (fig. 106).

The claws, which are smaller than those of the other legs, but pointed and sharply curved, have no empodia, nor any submarginal slips, and are attached to a short peduncle.

Ambulaeres II to IV of uniform shape (fig. 107), with larger claws, on thicker peduncles. Between the claws there is an empodium, the exact shape of which I have failed to discover, but which is small and seems to be tongue-shaped; at the base of the claws, laterally, there is a pair of narrow, setiform slips, curved like a hook at the top of legs III and IV, but straight in legs II.

On the ventral side we notice that the small stigmata are placed on a level between coxae III and IV, and that the peritremata are very long, running forwards above the base of gnathosoma, where they bend backwards, and towards each other, for a short distance.

This feature is very remarkable. In the adults of the genus *Zercon* the peritremata are very short, and as a rule in the *Parasitidae* the length of the peritremata increases during the growth of the animal; hence it is likely that the species is no *Zercon*. On the other hand it is possible that the short peritremata of *Zercon* are a recently acquired characteristic and that the nymphæ still preserve the more primitive feature, the long peritremata.

#### Subfam. Uropodinæ.

##### UROSEJUS Berl.

This peculiar genus is generally referred to the *Uropodinae*, as is also *Trachytes* Mich. It seems, however, doubtful whether this is their proper place. In a previous paper I have

pointed out that in the latter genus there are distinct metasternal shields with the usual pair of hairs, flanking the sides of the large epigynial shield, and surrounded by a shield which I now interpret as being composed by the sternal shield fused with the endopodal shields. I have also called attention to BERLESE's drawings of the female of *Urosejus acuminatus*, in which on each side of the epigynium a narrow shield is delineated, which to all appearances is homologous with the metasternal shield of *Trachytes* MICH.

In this respect there exists, consequently, a very essential difference between these genera, and the true *Uropodinae*, in which, to judge from my examination of *Urodinychus Kramerii* G. CAN., no distinct metasternal shields exist.

If we add that in the same genera the gnathosoma is not concealed by coxae I, which are not contiguous to one another, that, as a consequence of this, the tritosternum is not placed in front of the acetabula I, it is obvious that they are not so closely related to the other *Uropodinae* as to render it appropriate to refer them to that sub-family. As it is, however, advisable to examine more material before changing the present arrangement, I will confine myself in this paper to the above suggestions.

### *Urosejus acuminatus* (K.) Berl.

(Fig. 109-115).

To this species I refer with some hesitation 4 so-called *nymphae homeomorphae*. They agree with that species with regard to the general shape, shape of dorsal and ventral shields, and especially the dentate posterior end of the former. On the other hand, there are some deviations from BERLESE's drawings, but as these are not seldom somewhat cut-and-dried (1), I do not think much importance ought to be attached to this fact.

(1) Thus, on BERLESE's drawing of the *nympha*, ventral view, we notice that on the left side the stigma is placed on a level between coxae III and IV, on the right side it is not delineated at all, and at the sides of the sternal shield there are only 3 pairs of hairs, a circumstance which is obviously not in accordance with the facts, as there are otherwise invariably 4 pairs to be found.

Besides these, the examination has revealed some very remarkable features, and enabled me to describe the gnathosoma, the tritosternum and other things of which BERLESE omits to tell us anything.

*Département des Alpes-Maritimes (France).* — Grotte de Baume Granet ou Goule de Mougins, commune de Roquefort, canton de Bas-sur-le-Loup, 17th September 1905; N° 91, 1 nymphæ.

*Province d'Alger (Algérie).* — Ifri Semedane, Aït-Abd-el-Ali, commune Djurjura, 30th September 1906; N° 173, 3 nymphæ.

DISTRIBUTION : Europe.

#### NYPHA HOMEOMORPHA.

Length : 760  $\mu$ . Width : 450  $\mu$ .

Dorsal side (fig. 109) almost completely covered by the dorsal shield, which leaves only a narrow strip anteriorly, and at the sides in the anterior two thirds unprotected; this strip bears a row of small, regularly placed hairs; similar hairs are scattered all over the dorsal shield; posterior end of dorsal shield rounded, set off by a pair of small insinuations, and with dentate margin.

Gnathosoma.

Epistoma long, narrow and lanceolate, finely fringed.

Mandibles (fig. 111) with narrow chela, the lower jaw of which is shorter than the upper one; dorsal edge of chela perfectly straight; ventral one straight in the basal half, distally bending upwards in an even curve. Length of upper jaw (including appendage) to lower one as 4 : 3; no flagellum; lower jaw dorsally and exteriorly with 3 narrow, subequal and equidistant teeth; interiorly and medially with thin convex edge at the back of the terminal tooth; upper jaw with narrow, deep incision opposite the lower terminal tooth; at the back of these two teeth, uniform with those of the lower jaw; in front of the incision the large, bifurcated terminal



tooth; dorsally, at the top, and separated from the terminal tooth by a narrow, deep incision, there is a thin, fishtail-shaped appendage, the dorsal edge of which is perfectly straight, forming an unbroken line with the dorsal edge of the chela; the ventral edge is slightly concave.

Hypostoma (fig. 112). Supposing the shape of the hypostoma to be essentially the same in the nympha as in the adults, and the remarkable congruity in all essential details between that of my specimens and that delineated by BERLESE (1) seems to justify this supposition, B's drawing contains several errors. Thus, the long hairs delineated by B. at the anterior edge of the hypostoma are decidedly not hypostomatic hairs, but in reality the so-called styli, thus hairs or appendages inserted dorsally, below the lateral edge of the epistoma. The anterior pair of hypostomatic hairs is inserted at the very top of the hypostoma, and in B.'s drawing represented by a pair of very small, scarcely visible lines. In the nympha these hairs are short, but comparatively stout and conical. If BERLESE has thus drawn one pair too much, he has, by way of compensation, overlooked the second pair, which may, however, be excused on account of their minuteness. The second pair is no longer than the first, but very slender, setiform and inserted more laterally than the latter, on a level close behind the base of the maxillary lobes. The third pair is very large, as long as the maxillary lobes; the fourth pair far back, one third the size of the third.

Maxillary lobes of very peculiar shape, inserted so far at the inner side of the hypostoma, that their base is covered by it and, parallel with one another. They are not, as is usually the case, more or less horn-shaped, with convex, lateral, concave median edges, but are slightly S-shaped, swollen in the basal third, tapering towards the middle, in front of which

(1) B. does not tell us whether it is the hypostoma of male or female, or of a nympha. From the fact that he has delineated the chela of an adult, a procedure which generally necessitates a dissection, we may, however, infer that the hypostoma is that of an adult.

they are very narrow, and of even width for a short distance, whereupon they widen slightly, and end with sharply pointed tops.

Maxillary plates short, not attaining one third the length of the lobes.

Maxillary palpi short, without any peculiar features except that the ventral edge of joint I is a thin blade with dentate edge.

#### Ventral side.

Tritosternum of very exceptional shape (fig. 113), nowhere else met with in the *Parasitidae*.

The trunk is, as is usual in the *Uropodinae*, large and wide, conical, twice as wide at the base as it is long; feathered slip single, five times as long as the trunk, and with only 3 to 4 branches.

The most remarkable feature is, however, that a pair of very thin, triangular, free blades are fused with the trunk along the basal half of its sides; they are finely pointed, with straight exterior sides, while the median ones bend at a right angle towards the tritosternum, on a level with the middle of it.

It is difficult to interpret these structures. It seems, however, unlikely that they were originally parts of the tritosternum because, whether the trunk is narrow, cylindrical, or conical, or rectangular, it is always single, with one exception, *Urodinychus Krameri* (G. Can), in which it has a pair of small teeth ventrally. The blades in *U. acuminatus* are placed in exactly the same position as the jugular shields, where such are present; and it seems most plausible that they are highly modified jugular shields. In the true *Uropodinae* the latter have to all appearances undergone a far more pronounced change in structure and position (compare TRÄGÅRDH 1908, p. 40 and 44).

Sternal shield fused with the endopodal shields (fig. 113), but still very clearly defined on account of its different struc-

ture, the cuticle being finely punctured; it extends forwards only a little beyond the middle of coxae II, with truncated edge; posteriorly it extends to the middle of coxae IV, tapering slightly towards the back, with rounded posterior end; 4 pairs of small lateral hairs, placed as follows, one on a level with the middle of coxae II; one a little in front of a line drawn between coxae II and III; one a little behind the middle of coxae III; and one pair on a level with the anterior side of coxae IV. Farther back, on a level with the posterior side of coxae IV, another pair.

Behind coxae IV there is an irregular, narrow, transverse ridge, extending laterally on a level with the distal margin of coxae IV. In front of, and at the back of, the sternal shield, as well as at the sides of the ventral shield the cuticle is finely striated, with regularly wavy striae.

Ventral shield large, triangular; top backwards, with rounded angles, and almost one and a half times as long as it is wide. It has 3 pairs of small hairs, one pair at the anterior, two at the lateral margin.

At the anal aperture there is an adhesion-apparatus, or rather the anal aperture with the surrounding parts of the cuticle is modified into an apparatus that does duty for that purpose. The exact structure is not very easy of being discerned, the apparatus being retracted in all my specimens. It appears to be composed of the following parts (fig. 114): a subquadrangular plate which surrounds the anal aperture, and whose posterior margin is dentate; this bears two pairs of flexible hairs of equal size, one pair close to the anal aperture, on a level with its middle; the other pair more laterally, near the posterior margin. This plate is capable of being telescoped into a narrow, hoop-shaped plate, which latter can itself be telescoped for half its own length within a large subconical plate.

To the margin of the hoop-shaped plate there are attached the two branches — one ventral, one dorsal — of two interior,

dark-coloured tendons which attain a length of half the belly. At the anterior margin of the subconical plate there is a pair of straight, setiform hairs, surrounded by narrow, depressed areas.

Behind the terminal plate, surrounding the anal aperture, the edge of the body is an exceedingly thin, rounded blade which projects beyond the posterior margin of the dorsal shield.

This structure is uncertain of interpretation. From a comparison with the nympha of *Urodinychus Kramerii* G. CAN., in which the anal aperture is bordered anteriorly by a small shield, bearing a pair of small bristles, which I have interpreted as an anal shield, between which and the anal aperture there is a pair of small valvulae, while posteriorly it is bordered by a triangular plate, it seems probable that the basal plate of *Urosejus*, into which the rest can be partly telescoped, is homologous with the anal shield of *Urodinychus*; the collar-shaped plate is the modified valvulae, and the post-anal plate of *Urodinychus* is the terminal plate of *Urosejus*.

The legs are well delineated by BERLESE, and I have only to add a more detailed description of tarsi I.

These have at the top small, horn-shaped projections, at the dorsal side of which a long, straight bristle and a bundle of sensillae and tactile hairs are placed (fig. 115).

### URODINYCHUS Berl.

#### *U. Kramerii* (G. Can)

(Fig. 116-132).

In a previous paper (1910, p. 457) I pointed out that BERLESE, in 1903, referred *U. Kramerii*, which has a single dorsal shield, to the gen. *Uropoda* LATR., the type-species of which, *U. obscura* Koch., has two shields, in spite of which fact BERLESE characterizes *Uropoda* as « sente dorsali intergo ». I had, however, overlooked that in 1904 (p. 373) BERLESE

referred both *U. Kramerii* and *U. tecta* Kram. to the genus *Urodinychus*, established in 1903 (p. 270), although these differ in the above mentioned respect. From this we may conclude that he attaches no importance to whether the species have one or two dorsal shields. Until the *Uropodinae* have been made the subject of a thorough monographic study, it will be impossible to say which features are of greater, and which of minor, systematic importance. My specimens entirely agree with CANESTRINI'S and BERLESE'S descriptions, and the drawings of the latter. Both are, however, very summary, and the nympha is not described, wherefore I will here give a more detailed description of both.

*Province d'Alger (Algérie).* — Grotte du Veau marin, Chenoua-plage, commune de Tipaza, 7th September 1906, N° 167: numerous ♂, ♀ and nymphæ.

Ifri ivenan, Oulad Ben Dahmane, commune de Palestro, 18th September; N° 170, 3 nymphæ.

DISTRIBUTION: England, Netherlands, Italy.

#### NYMPHA (1).

Length: 560  $\mu$ . Width: 420  $\mu$ .

Colour, straw-yellow. Texture, finely scaly. Shape, oval, posteriorly broadly rounded, anteriorly more pointed.

The dorsal side is smooth, with numerous small hairs of equal size scattered all over: marginal shield not very distinct and without the radiating striae which in the adult gives it the appearance of being composed of a row of small, quadrangular shields.

Tectum triangular, rounded at the top, where it is finely dentate; it projects slightly in front of the dorsal shield.

(1) There is no positive evidence that the nympha described below is that of *U. Kramerii*, save that both were found in one and the same cave, a fact which acquires more weight when we consider how rarely the *Uropodinae* have been found in caves. There is, however, also morphological evidence, such, for example, as the identical and very characteristic shape of coxae I.

Gnathosoma. Epistoma of the usual shape, lanceolate, with finely fringed edges. The shape of the mandibles I have been unable to see.

The palpi and the hypostoma with its hairs entirely agree with those of the female.

Hypostomatic hairs placed in a longitudinal row (fig. 124) one behind the other, and almost equidistant. Anterior pair inserted near the top of the maxillary plates, with which it forms a kind of pincers (1). It is broad at the base; as broad as the maxillary plate, to all appearances flat; tapers gradually towards the very finely pointed top; and points obliquely downwards, and towards the middle.

Second pair of hairs inserted at the base of the maxillary plates, pointing perpendicularly downwards, and 5 to 6 pectinate, with long teeth, increasing in length towards the top. Third pair almost twice as long as the second, bipeetinate, with 7 to 8 teeth on each side, which are, however, of uniform length and short in comparison with the long top of the hair. Fourth or posterior hair inserted on a level with the top of the trunk of tritosternum, of the same shape as the third; on ventral view, however, only the top of it is visible (fig. 124).

Ventral side (fig. 116).

Tritosternum of almost the same shape as in *U. testudo* TRÄGÅRDH (1908, pl. 3, fig. 5), with short and stout trunk, somewhat constricted at the base, and rounded anteriorly; a little in front of the middle there are, ventrally, a pair of almost perpendicular, triangular, pointed cusps; the feathered slips appears to be fused in the proximal half; their distal thirds are very narrow, without fringes. Trunk to slips as 4 : 6, 5.

Tritosternum projecting forward almost to the top of the

(1) It is this aberrant shape and position of the anterior pair of hairs in the *Cropodinae* that has deceived OUDEMANS (1904, p. 113), as well as the author himself (1908, p. 44), so as to discern only 3 pairs of hairs. As an excuse I must say that I had only succeeded in obtaining a lateral view of the gnathosoma where it was impossible to discern that the so-called inner (median) cusp was in reality articulated to the lateral one, a proof that, when combined with the presence of only 3 pairs of normal hypostomatic hairs, it is the modified anterior pair.

maxillary plates, and concealed in the longitudinal groove in the middle of the hypostoma, flanked by the hypostomatic hairs.

Sternal shield large, projecting backwards, far beyond coxae IV, and covering the anterior half of the space between them and the posterior edge of the body; it widens gradually towards the back, so that its greatest width is at the posterior margin, which is a little more than twice as wide as the anterior one. The anterior edge is slightly concave, and so are the lateral ones on a level with coxae II and IV; the posterior margin is slightly convex. The shield is demarcated from the endopodal shields by a narrow strip of soft, smooth cuticle, whereas the surface of the shield itself is finely punctured. The anterior edge of the shield projects as a thin blade which covers the base of coxae I.

There are 5 pairs of small hairs: one pair near the anterior margin; the others near the lateral ones; the second on a level with the middle of coxae II; the other three pairs on a level behind coxae II to IV respectively.

The endopodal shields are fused with one another and with the metapodal shields, projecting half-way between the coxae, with their truncated ends contiguous to the corresponding ends of the parapodial shields. Metapodal shields large, projecting backwards nearly to a level with the posterior margin of the sternal shield, with almost straight median and rounded lateral margin.

Ventral (or ventri-anal?) shield large, semilunar, covering the entire space at the back of the sternal and metapodal shields, and the posterior edge of the body, except for a narrow strip; its anterior edge is parallel with the posterior one of the sternal shield, the posterior with the margin of the body. The lateral angles are rounded; it has 6 pairs of small hairs, 3 of which are inserted near the anterior margin, 2 pairs near the posterior one, and one in front of the anal aperture.

Anal aperture close to the posterior margin (fig. 117). It is anteriorly embraced by a narrow plate of even width throughout, which bears a pair of small but stout bristles near the middle. This plate I am inclined to homologize with the anal shield found in other genera, in which it is more developed. If this interpretation is correct, the semilunar shield is composed solely of the ventral shield, not a ventral shield fused with an anal one. Its position so remarkably far back is due, in the first instance, to the coxae being more widely separated than in the adults, in the second instance to the great development of the sternal and metapodal shields.

Anal aperture triangular in outline, anteriorly surrounded by a pair of very narrow plates, posteriorly by one larger one which projects as a thin, horizontal, triangular, and posteriorly rounded, detached plate. The 3 usual circumanal hairs half as long as the width of the aperture.

Stigmata situated on a level with the posterior margin of coxae II and in the bottom of foveolae pedales III, at the end of the peritremata, which run straight outwards and forwards, turn sharply forwards, then twice inwards and once outwards, and extend forward in an even curve slightly beyond the propleuric ridges.

Near the margin of the body, ventrally, there is a row of small radiating hairs, placed at regular intervals.

The legs are shaped as in the adults.

#### ADULT.

Male : Length : 700  $\mu$ . width : 575  $\mu$ .

Female : Length : 730  $\mu$ . width : 595  $\mu$ .

The sexes agree with regard to the texture and number and position of hairs of the dorsal, marginal, metapodal and ventral shields, as well as the shape of the legs.

They differ, besides naturally, with regard to the genital and sternal shields, in the general shape of the body, and in the shape of the hypostomatic hairs.



The latter circumstance of there being sexual differences in the shape of the hypostomatic hairs is of special interest. Until 1910, the opinion prevailed amongst acarologists that the sexes exhibited no difference with regard to the hypostoma. The author then proved that in the gen. *Dinychus* there was a distinct difference in this respect (1910, p. 454-455).

The gen. *Dinychus* occupies, however, a somewhat isolated position amongst the *Uropodinae*, and it was impossible to say whether the feature was more common in the *Uropodinae*, or whether *Dinychus* was an exception.

The discovery of similar, but still more marked, sexual differences in *Urodinychus Kramerii* (G. CAN.) renders it, however, highly probable that this feature will, on further research, prove to be very common in the *Uropodinae*, and the reason why it has hitherto been overlooked is the almost completely concealed position of the gnathosoma above coxae I, which makes dissection extremely difficult.

The shape of the male differs from that of the female (fig. 120) in being less broadly rounded anteriorly, and posteriorly. The marginal shield is fused with the central shield at the anterior end, on a level with the base of the muero, which is set off from the « shoulders » by a slight sinuosity.

Marginal shield of even width throughout, divided by transverse, radiating, light-coloured lines into small square plates (fig. 122). The lines do not, however, reach the margin of the shield, but only extend from the inner margin a little beyond the middle; consequently, the band of square plates is surrounded by another undivided band. The latter bears a row of numerous small hairs placed at regular intervals, as a rule each corresponding to one of the small plates, and pointing straight outwards.

The central shield bears numerous small hairs all over, and is highly arched, but without any ridges or depressions; at the anterior end it slopes downwards considerably and ends with a very thin edge in which a pair of hairs is inserted.

Tectum large, rounded, with finely dentate edge (fig. 121) posteriorly attached to the ventral side of the projecting dorsal shield along two lines, which form an acute angle, and where it thickens into a solid ridge.

Gnathosoma.

I have not been able to exactly discern the shape of the epistoma. It appears to be of the typical shape, narrow lanceolate, with finely fringed edges.

Mandibles in both sexes of the shape peculiar to so many *Uropodinae*, viz. the chela is attached to a neck-shaped constriction at the top of the trunk and appears to be moveable; at the top of the trunk, dorsally, there is a transverse ridge; at the base of the upper jaw, in the neck, there is a chitinous apodema.

The chela (fig. 123) itself is of a shape characteristic of the herbivorous *Oribatidae*, with low, but wide teeth which form a chewing surface along the entire edge; 3 large and 2 small teeth in the upper jaw; 2 large and 2 small ones in the lower one. To judge from their shape, it is, in my opinion, evident that *U. Kramerii* is an herbivorous, or rather lichenivorous, species.

Hypostoma.—The maxillary lobes are placed above the plates so as to become scarcely visible on ventral view, probably owing to the gnathosoma being compressed from both sides so as to become almost circular on transversal section, instead of oval, i. e. flattened dorso-ventrally as in the *Parasitinae*, for example. Consequently, they are placed on edge and face one another with their inner (upper) surface; they are parallel in the basal half, and curved towards the middle at the top, where they are bifurcated. They are to all appearances of the same shape in both sexes.

The hypostomatic hairs of the female entirely agree with those of the deutonympha.

The anterior and posterior pair of the male (fig. 118) agree exactly with the corresponding pairs of the female; the other two, on the other hand, are of quite a different shape. The

second one (counted from the top), which in the female is bipectinate, or rather palmate, is in the male quite single and stout, horn-shaped, and points straight forward, projecting a little beyond the top of the maxillary plates; the third one, which in the female is bipectinate, and almost twice as long as the second one, is in the male also the longest of all, but very slender and setiform.

The maxillary plates are slightly longer, with more pointed cusps than in the female. Maxillary palpi (fig. 125) with joint I almost twice as wide as joint II, flattened from both sides, and twice as long ventrally as dorsally; at the anterior angle, ventrally, it bears two large, bipectinate bristles, pointing almost perpendicularly downwards; of these, the posterior one is one and a half times as long as the anterior one; the following joints decreasing successively in width: joint II nearly twice as long as joint III and IV, which are of equal length; terminal joint only half as wide as joint IV, and one and a half times as long as it is wide at the base, with straight ventral side and obliquely truncated at the top. For the number and size of hairs I refer to the drawing. One remarkable feature is that the anterior edges of joints II and III are dentate.

\* Ventral side.

Tritosternum (figs. 127 *a* et *b*) of the same shape as in the deutonympha, only the ventro-lateral cusps are longer.

In the male the genital aperture is situated far forward, a little in front of the middle of coxae III. It is almost circular, and surrounded by a strongly chitinous ring. The genital plate is pear-shaped in outline, top backwards, and attached to the posterior margin (fig. 119). The 5 pairs of hairs are not placed laterally, as is generally the case, but one pair is placed near the anterior edge, one pair a little in front of the genital aperture, one on a level with its posterior margin, both half-way between the aperture and the sides of the shield; the two posterior pairs are placed in a transverse, anteriorly concave, line behind the aperture.

In the female (fig. 126) by far the greatest part of the interpedal part is covered by the large genital shield which, with its posterior third, extends backwards beyond coxae IV, while the top of the anterior mucro projects beyond the base of coxae I. The posterior margin is perfectly straight and forms a right angle with the sides, which are parallel in the basal half, but gradually narrow towards the front, with convex sides to a median mucro, which (fig. 128) bears a hyalin, pointed projection, somewhat constricted at the base.

The distal third of the shield seems to bear some punctures which, however, are not in the cuticle, but are the bases of the numerous hyalin, pointed hairs that are to be found at the inner side of the shield (compare MICHAEL 1889).

A very remarkable feature of the shield is the absence of hairs on it; as a rule, there is one pair of more or less lateral hairs to be found on the genital shield. Such is the case at least in the *Parasitinae*, *Laelaptinae* and *Zerconinae*.

This feature of the female of *U. Kramerii* (which it probably shares with the other *Uropodinae*), combined with the fact that the shield is not contiguous to coxae IV, contrary to what is the case in the subfamilies mentioned above, is a proof of the genital shield of *U. Kramerii* not being homologous with that of the latter subfamilies, but only with the median part of it, the lateral parts being in reality probably the remains of a lost pair of endopodal shields that have completely coalesced with the genital shield, whereas in *U. Kramerii* they are fused with the other endopodal shields, and the ventral one.

Of the 5 pairs of hairs two are inserted close together at the top of the genital shield; two on a level with the anterior side of coxae III and IV; the last pair on a level with the posterior side of coxae IV. All are placed near the edge of the genital aperture and project beyond the margin of the genital shield.

Ventral shield coalesced with the anal shield, but traces of the demarcation-line are visible in the shape of a very narrow

strip of cuticle where the net-like texture of the shields is missing. This strip runs across the belly in an even curve backward, immediately in front of the anal aperture.

Metapodal shields large, with slightly wavy, median margin and acutely pointed posteriorly.

Stigmata on a level between coxae II and III; peritremata running parallel with the posterior side of the mesopleuric ridges, which they follow to the top, where they bend sharply inwards and run along their anterior side half-way inwards (1) (fig. 129).

Legs (figs. 130-132).

Coxae I very large, conical in outline, with a narrow, thin blade running along the median side; antero-lateral angle strongly projecting; at the lateral side there are two high and narrow blades, running in an obliquely transverse direction. Of these, the anterior one is much the larger, with rounded dentate edge, while the posterior one is more triangular, with smooth edges. Trochanter with thin blade along its median margin; the blade at the femur with fine teeth, separated by shallow, rounded incisions.

Femora II to IV with comparatively large blades; those of femur III divided by the insertion-pore of a hair into two irregularly dentate, triangular blades, the distal part of which is twice as high and broad as the proximal one; blade of femur IV with smooth edge highest up near the distal end.

### URODISCELLA Berl.

The systematic position of the present species, of which there is only a female in the collection, is very difficult to ascertain, and, as a matter of fact, it has no place in the genera into which BERLESE has divided the *Uropodinae*. As, however, my material is insufficient to allow of any investigations into the ques-

(1) Owing to the steepness of the anterior side of the ridge it is impossible to discern the last part of the peritrema without dissecting the animal; hence, in BERLESE'S description (and drawing) only the outwardly directed part is mentioned.

tion as to whether. B's genera are quite natural or not, and, the former being the case, how a new genus ought to be established for the present species. I deem it more appropriate to refer it provisionally to *Urodiscella* BERL., with which it agrees in some essential features, such as the presence of so-called perigenital shield and distinct metapodal shields.

***Urodiscella advena* nov. spec.**

(Fig. 133-140).

*Département de l'Ariège (France).* — Grotte de la Garosse, commune de La Bastide-de-Sérou, canton de La Bastide-de-Sérou, 18th July 1906; N° 154, 1 ♀.

DIAGNOSIS.

Dorsal side covered by a central and two marginal shields which do not extend to the posterior margin of the body. Marginal shield areolated. Central shield with transverse line near posterior edge; hypostomatic hairs not branched. Tristosternum tripartite. Sternal shield distinctly demarcated from endopodal shields, convex anteriorly, not extending to posterior margin of epigynial shield. Epigynial shield tapering forwards from near its base, rounded, at the top. Ventral and anal shields fused; metapodal shields distinctly demarcated. Tarsi I with one very long hair, and pedunculate, greatly reduced ambulacres.

DESCRIPTION.

Length : 850  $\mu$ . Width : 650  $\mu$ .

Shape oval, anteriorly pointed, posteriorly rounded, and with the sides parallel for some distance, in the middle.

Dorsal side (fig. 133) of the shape typical of *Discopoma* Can., viz., with a large central shield which does not extend to the posterior margin of the body, and which is anteriorly fused with the marginal shields, but otherwise distinctly demarcated from them. Marginal shields scarcely extending

to the posterior quarter of the body, rounded posteriorly. The central shield seems to have a smooth surface, or only shallow, rounded depressions; in the single specimen at my disposal it is covered by dirt, so as to render a thorough examination of its surface impossible.

Near the posterior margin it is traversed by a very narrow ridge, concave anteriorly; at the back of this the surface slopes steeply downwards. I have not been able to ascertain whether it is only a single ridge or really a demarcation line between an anterior and a posterior central shield, as is the case in *Uropoda tecta*, *U. obnoxia* REUT. and *U. foraminifera* TGDH, for instance. Close in front of the ridge or line there are two pairs of rod-like hairs, and at the posterior margin of the posterior shield (if that is the true interpretation of it) there is a pair of similar, but smaller, hairs.

The marginal shields have a very characteristic texture, consisting of shallow, oval, depressed areas, arranged in concentric rows. They bear, submarginally, 8 pairs of small hairs. In the anterior  $1/7$  of the body they are fused with the central shield, the anterior top of which is truncated, with serrated margin, in which a pair of rod-like bristles is inserted.

The edge of the marginal shield is lined for the greater part of its length by a narrow, thin plate, which bears about 12 pairs of very small hairs inserted in small incisions in the edge. This plate is in reality only the edge of the coalesced peritrematic and parapodial shields of the ventral shield.

#### Gnathosoma.

The epistoma is of the shape typical of the *Uropodinae*, viz. narrow, ensiform, with serrated edge, and as long as the palpi.

The mandibles I have not been able to see, as they were completely retracted within the body, and I would have had to dissect the body in order to get a view of them, a procedure which the possession of a single specimen did not allow.

The hypostomatic hairs are not branched; the first and third more than twice as long as the second and fourth. Maxillary

lobes small, horn-shaped, of the *Laelaptinae* type. Maxillary plates short, without fringes.

Maxillary palpi (fig. 135). Joint I as usual compressed from both sides, with thin ventral edge, which is more than twice as long as the dorsal one; it bears, ventrally, at the anterior angle, a long, finely pointed, hairy bristle, at the back of which, a little externally, there is a small bare hair. Joint III distally and dorsally with two stout bristles; joint IV with 3 actile hairs of extraordinary length dorsally, placed one behind the other, in large pores. These hairs, which attain a length equal to joints I to III together, are bent like a knee downwards, so as to become nearly parallel, or only slightly converging; joint V, the terminal joint, is conical, truncated at the top, where it is plentifully provided with numerous hairs; ventrally it bears 3 long bristles, curved slightly upwards.

Ventral side (fig. 134).

Tritosternum (fig. 136) with the conical trunk rounded at the top and slightly concave sides, not quite twice as long as it is broad at the base; the slip is narrow, lanceolate, with a fine fringe, and gives off in the basal third two lateral slips, which are half as long as the median one.

Sternal shield not fused with the endopodal shields as is the case in most *Uropodinae*, and, as a matter of fact, in most *Parasitidae*. It is distinctly demarcated from the endopodal shields, which are completely fused with one another, and completely surrounds it. It is small, owing to the great size of the genital aperture, which it surrounds at the anterior and the lateral sides as a narrow, marginal shield. Its anterior side is slightly convex, the anterior angles acute, and the lateral sides have small sinuosities on a level with coxae II, III and IV respectively. It extends forwards to a level with the anterior side of coxae II, backwards as far as the middle of coxae IV, gradually tapering; it bears 3 pairs of hairs. In front of the sternal shield there is a comparatively broad band which separates it from coxae I, and where one pair of hairs is inserted near the



median line. Epigynial shield large, almost twice as long as it is wide at the base ; its posterior side is perfectly straight, the sides convex ; it widens slightly on a level with the anterior side of coxae IV, and then tapers gradually, with convex sides, towards the rounded top. Outside the posterior angles of the shield there is a pair of hairs, similar to those of the sternal shield. The epigynial shield itself bears no hairs, as is also the case in *Urodinychus Kramerii*.

Ventral and anal shields so completely coalesced as to leave no traces of any suture visible ; with smooth surface. Anal aperture small, situated close to the posterior margin of the body. Near the posterior margin of the body 2 pairs of hairs, and at the side of the anal aperture one pair, all similar to those of the dorsal side.

Metapodal shields large, distinctly demarcated from the ventri-anal shield by a dark, slightly S-shaped line, which runs from the inner posterior angle of coxae IV obliquely backwards and outwards towards the margin of the body. I have not been able to ascertain whether they reach the margin or not.

The parapodal shields with the same sculpture as the marginal shields, viz. with rounded, depressed areas which are deeper than in the former.

The pleural ridges are not so distinctly set off, and, in consequence, the foveolae pedales not so pronounced as in *Urodinychus Kramerii*, for instance.

Stigmata small, on the posterior slope of the processus metapleurii, on a level with the middle of coxae II ; from the stigmata a post-stigmatic branch of the peritremata runs straight backwards for a short distance ; the ante-stigmatic part runs outwards along the posterior side of the processus metapleurii to their top, where it bends inwards along their anterior side half-way to the edge of coxae II.

Legs (figs. 137-140).

Legs I are of the shape typical of the *Uropodinae* ; they

exhibit the following characteristics : at the top of trochanter, medially, there is a thin blade which widens considerably towards the anterior end, so that there it attains a width of half its length; femur, as usual, club-shaped, with a thin trapezoidal blade, with smooth edge in the distal half, medially; tarsus long and slender, of equal width beyond the proximal two thirds, when it gradually tapers to a long, thin peduncle, which bears the ambulacres; basitarsus only indicated by a small fissure, ventrally; tarsus bent in an even curve backwards in the middle; it bears, distally, and dorsally, i.e. topographically exteriorly, a bundle of tactile hairs and finger-shaped « sensillae », and one very long, slightly wavy bristle, pointing in exactly the same direction as the tarsus; the bristle equals the length of the tarsus (exclusive of the peduncle).

Ambulacres very small; nearly obliterated.

Legs II to IV. Femora with thin blades distally and posteriorly, all with smooth edges. Those of legs II are short, rectangular (fig. 138); those of legs IV are delineated in figure 140.

Tarsi narrow, cylindrical, provided with stout, conical bristles at the top; two ventrally, one dorsally (fig. 139).

Ambulacres with well developed claws, bilobated, supraunguinal membrane, and narrow, lanceolate subunguinal slips.

## Fam. ORIBATIDAE

### Subfam. Oribatinæ.

#### CERATOZETES Berl.

##### C. maximus Berl. var. Jeanneli nov. var

*Province d'Alger (Algérie).* — Rharrif, commune de Saint-Pierre-Saint-Paul, 25th October 1906; N° 168, 1 specimen.

DISTRIBUTION OF THE MAIN FORM : Italy.

The variety differs from the main form in having longer pteromorphae and pseudostigmatic organs.

Subfam. **Notaspidinæ**.**LIACARUS** Mich.**L. Coracinus** (K.) var. **Racovitzae** nov. var.

*Provincia de Oviedo (Spain)*. — Cueva de la Loja, partido de Llanes, 14th April 1909 ; N° 263; 4 specimens.

DISTRIBUTION OF THE MAIN FORM : Algeria, England, France.

The variety differs from the main form only in being slightly larger and provided with club-shaped pseudostigmatic organs, instead of the pyriform ones with a terminal hair, which are characteristic of the main form.

**DAMEOSOMA** Berl.**D. denticulatum** (G. et R. Can).

*Département du Lot (France)*. — Gouffre de Padirac, commune de Padirac, canton de Gramat, 4th November 1908 ; N° 245, 8 spécimens.

DISTRIBUTION : Italy.

Sub-fam. **Damaeinæ**.**DAMAEUS** C. L. Koch.**D. Berlesi** Mich.

*Province de Constantine (Algérie)*. — Grotte de l'Ours, commune d'Aïn-Amara, 25th October 1906 ; N° 184, 1 specimen.

DISTRIBUTION : Italy.

As the single specimen present in the collection is badly preserved, a circumstance probably due to its having been dead

some time before being gathered in, and the pseudostigmatic organs broken off, BERLESE is not quite positive as to the identification.

Subfam. **Phtiracarinae**.

**HOPLODERMA** Mich.

**H. italicum** Oudms.

*Province de Constantine (Algérie)*. — Rhar-el-Baz, near Ziana, commune de Tababort, 11 th October 1906; N° 180, 4 specimens.

Fam. **TROMBIDIIDAE**

Subfam. **Eupodinae**.

**RHAGIDIA** Thorell.

**Rh. gigas** (Can) var. **longipes** nov. var.

*Département des Basses-Pyrénées (France)*. — Grotte de Campagnaga Lecia, commune de Camou-Cihigue, canton de Tardets-Sorholus, 2nd January 1907; N° 188, one specimen.

Antre ou Grotte de Gargas, commune de Tibiran, canton de Saint-Laurent-de-Neste, 30 th and 31 th July 1905; n° 2 *a*, — one specimen; same locality; N° 8 *g*, — one specimen.

Grotte de Tibiran, commune d'Aventignan, canton de Saint-Laurent-de-Neste, 31 July et 1 août 1905; n° 11 *g*, — one specimen.

*Département de l'Ariège (France)*. — Rivière souterraine de Vernajouls, commune de Vernajouls, canton de Varilhes, 2nd November 1908; N° 244 *A*.

*Département des Pyrénées-Orientales (France)*. — Barranc du Pla de Périllos, commune de Périllos, canton de Rivesaltes, 28th May 1906; N° 149, — one specimen.

*Département de l'Ardèche (France).*—Baoumo de la Campana, commune de Saint-Martin-d'Ardèche, canton du Bourg-Saint-Andéol, 31st August 1909; N<sup>o</sup> 285, — one specimen.

DISTRIBUTION : of main form : Europe, Egypt

The variety described below is of special interest, since it offers us an opportunity for studying, at least in one cavernicolous species, the way in which this peculiar mode of life has modified its shape.

Length : 900 to 1260  $\mu$ . Width : 250-300  $\mu$ .

The colour is white; but it may be that the animals are decolorated by the alcohol. The cuticle is finely villous. The general shape is the same as in the main form, as is also the relative length of the cephalothorax and the abdomen.

The cephalothorax has at the front edge, in the middle, the so-called « pseudocapitulum », which is rounded, semispherical, and bears a pair of fine sensorial hairs which attain a length three eighths that of the mandibles. It bears 3 pairs of long hairs, placed as follows : one pair, pointing straight outwards, at the posterior angles; one pair a little in front of, and inwards from, these; and one pair nearer the middle, and somewhat farther back, as far from each other as from the second pair.

Gnathosoma. Mandibles slightly longer than the cephalothorax (fig. 142), and three times as long as their greatest width, which is in the middle of the trunk. They are a little slenderer and straighter than in the main form. They also differ in so far as the ventral edge of the upper jaw forms an even curve, otherwise they agree well. Thus the anterior hair is placed submarginally, and externally, and projects beyond the chela: below this there is a small longitudinal ridge. The posterior one is marginal and small; not projecting as far as the place of insertion of the anterior one. Lower jaw with smooth upper edge, and only slightly widened condylus.

Maxillary palpi (fig. 143). The fourth joint is longer than the second one (4:3), whereas in the main form, according to

CANESTRINI (1886, p. 709), the second one is longer than the terminal one.

The second joint widens slightly towards the top, with perfectly straight ventral, but slightly convex dorsal, margin. It is provided with the usual two dorsal hairs, which are both longer than the joint. Third joint club-shaped, with the usual 3 hairs. Fourth joint narrow, cylindrical, nearly five times as long as it is wide, and provided with about 14 long hairs, placed in the typical way, at the top and in the dorsal half of the joint.

The maxillae of the same shape as in the main form.

The organs most modified are the legs, which are — one might well say — enormously developed, the first and second pair being more than twice as long as the body.

The length of the different joints of the legs are represented by the following table.

LENGTH OF BODY 1170  $\mu$ .

LENGTH OF JOINTS IN $\mu$ .						
Legs	II	III	IV	V	VI	Total
1	100	855	495	500	650	2600
2	108	675	390	400	540	2094
3	108	600	369	409	540	2026
4	162	756	450	567	650	2585

Thus, legs I and IV are more than twice as long as the body, while in the main form they are of the same length as the body.

This is, however, not the case in specimens from all caves. Thus in a specimen from n° 240 the first pair of legs measures 2180  $\mu$ , while the length of the body is the same as in the specimen measured above. Consequently, in this specimen the legs are shorter by nearly one fifth.

The increase in the length of the legs is not due to the prolongation of any one joint, but all the joints share in it to the same extent. Therefore, the relative length of the joints is the same in the variety as in the main form.

The legs are plentifully provided with long, pointed hairs, of the shape typical of the genus. The ventral ones of these, which stand out more or less perpendicularly, are about twice as thick as the dorsal ones, and generally arranged in groups of three. Besides the legs, the ambulacres also show some special adaptations which are of great interest.

Ia 1907, when making a comparison between several species of *Rhagidia*, I pointed out that the claws of *Rh. gigas* were provided with a sharp ventral tooth near the base (TRÄGÅRDH 1907, p. 22, text-fig. 43). In the var. *longipes* this is much more developed, sharply pointed, and curved downwards, so as to form a veritable second claw (fig. 144 *a* and *b*). The claws themselves are also very highly developed, curved at a right angle in the middle. The claws of legs I differ from the rest in being bifurcated, with slightly smaller, lateral claw.

It is possible that *Scyphius spelæus* Wank, is synonymous with *R. gigas* var. *longipes*. In spite of the inaccuracy of W's figures it is quite evident that his species is a *Rhagidia*. As var. *longipes* is one of the few cavernicolous species which enjoy a wide distribution and *S. spelæus* occurs in all the caves of Mähren this seems to argue for this supposition.

#### Subfam. Erythrainæ.

#### RHYNCHOLOPHUS Dug.

#### Rh. sp.

Département des Pyrénées-Orientales (France). — Grotte de Sainte-Marie, commune de Prats-de-Mollo, canton de Prats-de-Mollo. 22 May 1908 ; N° 220.

This species I have not been able to identify with any of

those yet Known: the materiel was in a too poor condition to allow any description.

## List of Caves Inhabited by Acari.

### FRANCE.

#### a) DÉPARTEMENT DU LOT

N° 152. Gouffre de Padirac, commune de Padirac, canton de Gramat.  
— *Eugamasus niveus* (WANK). *Dameosoma denticulatum* (G. et R. CAN).

#### b) DÉPARTEMENT DE L'YONNE.

N° 102. Grotte des Fées, commune d'Arcy-sur-Cure, canton de Vermenton. — *Oribata* sp. nymphe.

#### c) DÉPARTEMENT DE LA DORDOGNE.

N° 131. Grotte des Combarelles, commune des Eyzies de Tayac, canton de Saint-Cyprien. — *Eugamasus* sp. nymphe.

#### d) DÉPARTEMENT DE L'AVEYRON.

N° 141. Grotte de la Poujade, commune de Millau, canton de Millau. — *Laelaptine* nymphe.

N° 163. Grotte des Caves Matharel, commune de Tournemire, canton de Saint-Affrique. — *Eugamasus niveus* (WANK), *Rhagidia gigas* (CAN) var. *longipes* nov. var.

### ALPES ET JURA

#### DÉPARTEMENT DES ALPES-MARITIMES.

N° 31. Baume Granet ou Goule de Mougins, commune de Roquefort. — *Urosejus acuminatus* (K) nymphe.

### CÉVENNES

#### a) DÉPARTEMENT DE L'ARDÈCHE.

N° 180. Grotte du Château d'Ebbou, commune de Vallon, canton de Vallon. — *Eugamasus* sp. nymphe.

N° 185. Baumo de la Campna, commune de Saint-Martin-d'Ardèche, canton de Bourg-Saint-Andéol. — *Rhagidia gigas* (CAN) var. *longipes* nov. var.



## b) DÉPARTEMENT DE L'HÉRAULT.

N° 162. Grotte du Sergent, commune de Saint-Guilhem-le-Désert, canton d'Aniane. — *Hypopus*. sp.

N° 161. Grotte du Mas Argelliés, commune de Frontignan, canton de Frontignan. — *Oribata* sp. nymphe, *Tyroglyphus* sp. nymphe.

## PYRÉNÉES FRANÇAISES

## a) DÉPARTEMENT DES PYRÉNÉES-ORIENTALES.

N° 61. Barranc du Pla de Périllos, commune de Périllos, canton de Rivesaltes. — *Rhagidia gigas* (CAN) var. *longipes* nov. var.

N° 128. Grotte de Sainte-Marie, commune de Prats-de-Mollo, canton de Prats-de-Mollo. — *Cyrtolaclaps transisalae* (OUDMS). *Rhyncholophus* sp.

N° 160. Grotte de Pouade, commune de Bayuls-sur-Mer, canton d'Argelès-sur-Mer. — *Eugamasus cornutus* (G. et R. CAN) var. *pygmaea* nov. var.

N° 153. Grotte de Corbère, commune de Corbère, canton de Millas. — *Eugamasus cornutus* var. *pygmaea* nov. var.

## b) DÉPARTEMENT DE L'ARIÈGE.

N° 72. Grotte de Sainte-Hélène, canton de Foix. — *Pergamasus* sp. nymphe.

N° 67. Grotte de l'Herm, commune de l'Herm, canton de Foix. — *Eugamasus niveus*.

N° 114. Grotte de Capètes, commune de Freychenet, canton de Foix. *Pergamasus crassipes* (L.) var. *longicornis* (BERL). *Eugamasus omphalus* BONNET nov. spec., *Eugamasus* sp. *Gamasiphis pulchellus* (BERL). *Pachylaclaps pectinifer* (G. et R. CAN).

N° 151. Rivière souterraine de Vernajouls, commune de Vernajouls, canton de Foix. — *Pergamasus crassipes* var. *longicornis*, *Eugamasus cornutus* var. *pygmaea*, *Zercon* sp., *Rhagidia gigas* var. *longipes*, *Hypopus*. sp.

N° 201. Grotte de la Queue rouge, commune d'Ustou, canton d'Oust. — *Eugamasus niveus*.

N° 200. Grotte des Neuf-Fonts, commune d'Aulus, canton d'Oust. — *Eugamasus niveus*, *Gamasoides armatus* nov. spec.

N° 65. Grotte de la Garosse, commune de Labastide-de-Sérou, canton de Labastide-de-Sérou. — *Pergamasus crassipes* var. *longicornis*, *Urodicella advena* nov. spec.

N° 110. Grotte de Férobac, commune de Labastide-de-Sérou, canton de Labastide-de-Sérou. — *Eugamasus niveus*.

N° 192. Grotte de Malarnaud, commune de Montseron, canton de Labastide-de-Sérou. — *Eugamasus niveus*.

N° 51. Grotte de Peyort, commune de Prat-et-Bonrepaux, canton de Saint-Lizier. — *Protolaelaps brevispinosus* (TGDH).

N° 207. Grotte d'Enlène, commune de Montesquieu-Avantès, canton de Saint-Lizier. — *Eugamasus* sp. nympha.

N° 111. Grotte de Portel ou de Crampagna, commune de Loubens, canton de Varilhes. — *Eugamasus* sp. nympha.

N° 125. Grotte de Portel, commune de Loubens, canton de Varilhes. — *Eugamasus niveus*.

N° 115. Grotte de Tourlouse, canton de Sainte-Croix-de-Volvestre. — *Eugamasus niveus*, *Holostaspis vagabundus* (BERL), *Protolaelaps brevispinosus*, *Liponyssus lepidopeltis* KLTI., *L. spinosus*, *Spinturnix murinus* WALCK.

N° 191. Grotte de Niaux, canton de Tarascon-sur-Ariège. — *Eugamasus cornutus* var. *pygmaea*.

N° 73. Grotte de Bèdeillac, commune de Bèdeillac-et-Aynat, canton de Tarascon-sur-Ariège. — *Eugamasus niveus*.

N° 197. Grotte d'Aubert, commune de Moulis, canton de Saint-Girons. — *Eugamasus niveus*, *Pergamasus* sp.

N° 193. Ruisseau souterrain d'Aulot, canton de Saint-Girons. — *Eugamasus niveus*, *Protolaelaps brevispinosus*.

N° 199. Grotte inférieure du Queire, commune de Biert, canton de Massat. — *Protolaelaps brevispinosus*.

24

#### c) DÉPARTEMENT DE LA HAUTE-GARONNE.

N° 63. Grotte du Mont de Chac, canton de Salies-du-Salat. — *Hypoaspis aculeifer*.

N° 136. Grotte Gourgue, commune d'Arbas, canton d'Aspet. — *Pergamasus crassipes* var. *longicornis*.

#### d) DÉPARTEMENT DES HAUTES-PYRÉNÉES.

N° 1. Antre ou Grotte de Gargas, commune d'Aventignan, canton de Saint-Laurent-de-Neste. — *Rhagidia gigas* var. *longipes*.

N° 2. Grotte de Tibiran, commune de Tibiran. — *Rhagidia gigas* var. *longipes*.

#### e) DÉPARTEMENT DES BASSES-PYRÉNÉES.

N° 26. Grotte d'Izeste ou d'Arudy. — *Eugamasus niveus*

N° 28. Grotte de l'Oueil du Neez ou de Rébénacq, commune de Rébénacq. — *Eugamasus* sp. nympha.

N° 39. Grotte d'Oxibar, commune de Camou-Cihigue. — *Eugamasus niveus*.

N° 96. Grotte Compagnaga Leccia, commune de Camou-Cihigue, canton de Tardets-Sorholus. — *Pergamasus* sp. ♀

N° 40. Grande Grotte de Lecenoby, commune d'Aussurucq, canton de Mauléon. — *Eugamasus niveus*.

N° 41. Petite Grotte Lecenoby, commune d'Aussurucq, canton de Mauléon. — *Eugamasus niveus*.

N° 42. Grotte d'Istaürdy, canton de Mauléon. — *Eugamasus magnus* var. *cavernicola* nov. var

N° 146. Grande Grotte de Lecenoby, commune d'Aussurucq, canton de Mauléon. — *Eugamasus niveus*.

### ILE DE CORSE

N° 95. Grotte de Pietralbello dite de Ponte-Leccia, canton de Morosaglia. — *Euryparasitus terribilis*. (MICH).

## SPAIN.

### a) PROVINCIA DE HUESCA

N° 19. Cueva de abaho del Collarada ou Cueva de las Guixas, partido de Jaca. — *Eulaelaps arcuulis* (K), *Haemogamasus hirsutus* (BERL).

### b) PROVINCIA DE SANTANDER.

N° 158. Cueva de Hornos de la Peña, ayuntamiento de San Felices de Buelna, partido de Torrelavega. — *Spinturnix murinus* (WALCK).

### PROVINCE DE OVIEDO.

N° 159. Cueva de la Loja, partido de Llanes. — *Liacarus coracinus* (K) var. *Racovitzi*, nov. var.

## ALGER

### a) PROVINCE D'ALGER.

N° 75. Grotte de Veauamarin, commune de Tipaza. — *Urodinychus Kramerii* (G. CAN).

N° 76. Rhar Ifri, commune de Saint-Pierre-Saint-Paul. — *Hypoaspis aculeifer* G. CAN, *Ceratozetes maximus* (BERL), var, *Jeanneli* nov. var.

N° 78. Ifri Ivenan, commune de Paestro. — *Holostaspis vagabundus*, BERL, *Urodinychus Kramerii*.

N° 80. Ifri Boubker, commune de Dra-el-Mizan. — *Holostaspis vagabundus* BERL.

N° 81. Ifri Semedane, commune de Djurjura. — *Urosejus acuminatus* (K.) BERL.

N° 82. El Ghar, donar de Oued Berdi, commune d'Ain-Bessem. — *Hypopsis aculeifer* C. CAN.

#### b) PROVINCE DE CONSTANTINE

N° 86. Grotte du Plateau des Ruines, commune de Bougie. — *Eulaelaps arcualis* (K.) BERL.

N° 88. Rhar el Baz, commune de Tababort. — *Hoploderma italicum*. OUDMS.

N° 89. Rhar Ahdid ou Grotte de Dar-el-Oned, commune de Tababort. — *Eugamasus* sp. nymphe.

N° 90. Grotte du Lac Souterrain, commune de Clauzel. — *Laptinae* nymphe.

N° 92. Grotte de l'Ours, commune d'Aïn-Amara. — *Zercon* (?) sp. *Damaeus berlesi* (MICH).

N° 120. Grotte de l'Hôtel de Paris, rue Nationale à Constantine. — *Cyrtolaelaps* (?) sp. nymphe.

### BIBLIOGRAPHY

- 1882-94. BERLESE (A.) Acari, Myriopoda et Scorpiones hucusque in Italia reperta (*Padua*).
1903. — Acari nuovi. Manipulus 1 (*Redia Florenz* I, 2: pp. 235-252).
1904. — Acari nuovi. Manipulus 2 (*Ibidem* I, 2: pp. 257-280).
1906. — Monografia del Genere « Gamasus » Latr. (*Ibidem* III, 1: pp. 65-304, pls 2-19).
1882. CANESTRINI (G. et R.) I Gamasi Italiani (*Atti di Soc. Veneto-Trentino, Padua*, VIII, pp. 3-82, pls 1-8).
1886. CANESTRINI (R.) Famiglia degli Eupodini (*Atti del R. Istituto veneto di Scienze etc.* Ser. VI. Tom. IV, pp. 693-734, pls. 6-8).
1896. HAMANN (O.) Europäische Höhlenfauna (*Jena, H. Costenoble*, 296 pp., 5 pl.).
1886. MICHAEL (A. D.) Observations upon a species of Gamasus supposed to be unrecorded (*Journ. Quekett Microscopical Club, London*, Ser. II, Vol. II, N° 14, pp. 260-268, pl. 16).
1901. OUDEMANS (A. C.) New List of Dutch Acari. Part II (*Tijdsch. voor Entomologie, Leiden*, Vol. 45, pp. 1-52, pls. 1-6).

1903. — Notes on Acari. 8th. series (*Tijdschr. d. Ned. Dierk. Vereen.* (2) D. 8, Afl. 2, pp. 69-92, pls. 5-6).
1906. — Ueber die morphologische Bedeutung der Glieder der Mandibeln bei den Acari (*Zool. Anz. Leipzig*, Bd XXIX, pp. 638-9).
1907. RACOVITZA (E. G.) Essai sur les problèmes biospéologiques (*Arch. Zool. Expérimentale, Paris*, 4<sup>e</sup> Série, Tome VI, N<sup>o</sup> 7, pp. 371-488).
1910. REUTER (E.) Zur Morphologie und Ontogenie der Acariden. Mit besonderer Berücksichtigung von *Pediculopsis graminum* (E. Reuter) (*Acta Soc. Sci. Fennicae, Helsingfors*, Tome XXXVI, N<sup>o</sup> 4, pp. 1-4 × 1-287, pls 1-6).
1907. TRIGÅRDH (I.) The Acari of the Swedish South Polar Expedition (*Wiss. Ergebn. der Schwed. Südpolar Exped. 1901-1903. Stockholm*, Bd. V, Lief. II, 34 pp. 3 pls and 56 text-figures).
1910. — Acariden aus dem Sarekgebirge (*Naturwiss. Untersuch. d. Sarekgebirges in Schwed. Lappland, Stockholm*, Bd. IV, Lief. 4, pp. 375-580, 362 text-figures).
1861. WANKEL (H.) Beiträge zur österreichischen Grottenfauna (*Sitz. Ber. d. k. k. Akad. Wien, math-nat. Kl.* Bd. 43, pp. 258-264, pls 3-4).

## EXPLANATION OF THE PLATES.

## PLATE XVIII.

- |  |   |
|--|---|
| <p><i>Pergamus crassipes</i> (L.) var. <i>longicornis</i> Berl.</p> <p>FIG. 1. Legs II ♂, side view × 120.</p> <p>FIG. 2. Legs II ♂, side view × 120.</p> <p><i>Eugamasus magnus</i> var. <i>cavernicola</i> nov. var.</p> <p>FIG. 3. Epistoma ♂ × 130.</p> <p>FIG. 4. Mandible ♂ × 350.</p> <p>FIG. 5. Hypostoma ♂ × 310.</p> <p>FIG. 6 a. I joint of palpi; side view × 150;<br/>b and c, interior bristles of joint III × 620.</p> <p>FIG. 7. Ventral side ♂ × 130.</p> <p>FIG. 8. Leg II; side view × 120.</p> <p>FIG. 9 a. Leg II; processus axillaris; 9 b<br/>processus genualis; 9 c processus tibialis<br/>all × 270.</p> <p>FIG. 10. Leg I, median side of the base × 270.</p> <p>FIG. 11. Ambulacre II × 324.</p> | <p>FIG. 12. Epistoma ♀ × 310.</p> <p>FIG. 13. Mandible ♀ × 465.</p> <p>FIG. 14. Right half of hypostoma ♀ × 304.</p> <p>FIG. 15. Ventral side ♀ × 100.</p> <p>FIG. 16. Leg II ♀ × 120.</p> <p>FIG. 17. Top of tarsus II, with ambulacre ♀<br/>× 324.</p> <p><i>Eugamasus omphalus</i> Bonnet ♂</p> <p>FIG. 18. Epistoma × 150.</p> <p>FIG. 19. Mandible × 465.</p> <p>FIG. 20. Leg II × 100, 20 a calcar femorale<br/>× 248.</p> <p><i>Eugamasus cornutus</i> var. <i>pygmaea</i> nov. var.</p> <p>FIG. 21. Epistoma ♂ × 415.</p> |
|--|---|

## PLATE XIX.

*E. cornutus* var. *pygmaea*.

- FIG. 22 *a*. Mandible ♂ × 620; 22 *b*. Mandible ♂ × 620.  
 FIG. 23. Leg II ♂ × 222.  
 FIG. 24. Mandible ♀ × 620.  
 FIG. 25. Sternal, metasternal and epigynial shield × 150.

*Eugamasus niveus* (Wank.) Tgdh.

- FIG. 26. Epistoma ♂ × 150.  
 FIG. 27. Mandible × 296.  
 FIG. 28 *a*. Terminal joint of palpus × 620; 28 *b*, bristle of joint II; 28 *c*, bristle of joint III × 620.

- FIG. 29. Maxillary lobe × 496.  
 FIG. 30. Left half of hypostoma ♂ × 270.  
 FIG. 31. Left half of hypostoma ♀ × 270.  
 FIG. 32 *a*. Leg I ♀, articulation between femur and genu × 270; 32 *b*, leg I between trochanter and basifemur × 270.  
 FIG. 33. Leg I, trochanter, side view × 200.  
 FIG. 34. Top of tarsus I, with ambulacra × 304.  
 FIG. 35 *a*. Leg II × 112; 35 *b*, processus tibialis × 120; 35 *c*, Leg II, top of tarsus with ambulacra × 324.  
 FIG. 36. Epistoma ♀ × 150.  
 FIG. 37. Mandible ♀ × 496.

## PLATE XX.

*Gamasoides armatus* nov. sp.

- FIG. 38. Dorsal side × 72.  
 FIG. 39. Epistoma × 206.  
 FIG. 40. Mandible × 648.  
 FIG. 41. Maxillary palpus, inner side view, × 386.  
 FIG. 42. Left half of hypostoma × 812.  
 FIG. 43. ventral side × 72.  
 FIG. 44. Top of tarsus I, with ambulacra × 324.

*Euryparusitus terribilis* (Mich.)

- FIG. 45. Nympha; dorsal view 0 × 1. 4/5, posterior hairs cut off × 24.  
 FIG. 46. Nympha; ventral view × 24.  
 FIG. 47. Nympha; epistoma × 406.

- FIG. 48. Nympha; mandible × 270.  
 FIG. 49. Nympha; hypostoma × 248.  
 FIG. 50. Nympha; stigma and proximal part of peritreme, with peritrematic shield × 304  
 FIG. 51. Top of tarsus I. with ambulacra × 270.  
 FIG. 52. Top of tarsus III, with ambulacra × 304.  
 FIG. 53. ♂; dorsal view × 22.  
 FIG. 54. ♂; ventral view × 22.  
 FIG. 55. ♂; epistoma × 150.  
 FIG. 56. ♂; mandible × 351.  
 FIG. 57. ♂; trochanter I × 150.  
 FIG. 58. ♂; top of tarsus I, with ambulacra × 270.  
 FIG. 59. ♂; leg II, inner side view × 100.

## PLATE XXI.

*Euryparusitus terribilis*.

- FIG. 60. ♂; leg II, top of tarsus, with ambulacra × 270.

*Holostaspis vagabundus* Berl. ♀

- FIG. 6 *a*. Vertex-hair × 620; 61 *b*. Hair at posterior margin of posterior dorsal shield × 620.  
 FIG. 62. Epistoma × 496.  
 FIG. 63. Mandible × 620.  
 FIG. 64. Ventral shields.

*Cyrtolaelaps transisalae* Oudms. ♀

- FIG. 65. Part of epistoma × 290.  
 FIG. 66. Mandible × 620.  
 FIG. 67. Posterior part of sternal shield, meta-

- podal shield and epigynial shield × 203.  
 FIG. 68. Inguinal shield × 270.

*Pachylaelaps pectinifer* Berl. ♀

- FIG. 69. Part of epistoma × 386.  
 FIG. 70. Mandible × 386.  
 FIG. 71. Maxillary palpus × 203.  
 FIG. 72. Top of hypostoma × 207  
 FIG. 73. Ventral side × 71.  
 FIG. 74. Leg II × 222.  
 FIG. 64 *b*. Top of tarsus II, with ambulacra × 270.

*Protolaelaps brevispinosus* Tgdh.

- FIG. 75 *a*. ♂. Dorsal side × 48; 75 *b*. Venter bristles × 212.

- FIG. 76. ♂. Epistoma  $\times 212$ .  
 FIG. 77. ♂. Mandible  $\times 310$ .  
 FIG. 78. ♂. Maxillary palpus  $\times 206$ .  
 FIG. 79. ♂. Hypostoma  $\times 496$ .  
 FIG. 80. ♂. Genital aperture, tritosternum.

- and sterniti-metasternal shield ♂  $\times 112$ , 5.  
 FIG. 81 *a*. Leg I ♂  $\times 222$ .  
 FIG. 81 *b*. Top of tarsus I. with ambulacrae ♂  
 $\times 413$ .

## PLATE XXII.

*Protolaelaps brevispinosus* Tzsh.

- FIG. 82 *a*. Leg II ♂  $\times 222$ .  
 FIG. 82 *b*. Top of tarsus II, with ambulacrae ♂  
 $\times 620$ .  
 FIG. 83. Epistoma  $\times 496$ .  
 FIG. 84. Mandible ♂  $\times 620$ .  
 FIG. 85. Ventral side ♂  $\times 56$ .  
 FIG. 86. Leg III. Ambulacrae ♂  $\times 620$ .

*Haemogamasus hirsutus* ♂

- FIG. 87. Mandible  $\times 290$ .  
 FIG. 88. Palpus, joint I, exterior side view  
 $\times 203$ .  
 FIG. 89 *a*. Leg II  $\times 155$ .  
 FIG. 89 *b*. Ambulacrae II  $\times 386$ .

*Eulaelaps arcuatus* (K.) ♀

- FIG. 90. Epistoma  $\times 290$ .  
 FIG. 91. Mandible  $\times 435$ .  
 FIG. 92. Ventral side  $\times 56$ .

*E. arcuatus* (?) nymph.

- FIG. 93. Mandible  $\times 496$ .

*Hypoaspis aculeifer* G. Can. ♀

- FIG. 94. Mandible  $\times 496$ .  
 FIG. 95. Stigma and peritrematic shield  $\times 413$ .  
 FIG. 96. Leg II  $\times 222$ .  
 FIG. 97. Leg IV, left, dorsal view.

*Liponyssus lepidopeltis* Klti.

- FIG. 98. Mandible ♂  $\times 648$ .  
 FIG. 99. Palpus ♂, external side view  $\times 304$ .  
 FIG. 100. Hypostoma ♂  $\times 520$ .  
 FIG. 101 *a*. Mandible ♀, ventral view  $\times 580$ .  
 FIG. 101 *b*. Mandible ♂, lateral view  $\times 648$ .  
 FIG. 102. Palpus ♂; joint I, side view  $\times 304$ .

*Spinturnix murinus* Walek.

- FIG. 103. Mandible ♂  $\times 386$ .  
 FIG. 104. Maxillary palpus ♂, exterior side  
 view  $\times 222$ .  
 FIG. 105 *a*. Hypostoma, side view  $\times 203$ .  
 FIG. 105 *b*. Mandible ♀,  $\times 540$ .

## PLATE XXIII.

*Zercon* sp. nymph.

- FIG. 106. Dorsal side  $\times 100$ .  
 FIG. 107 *a*. Genu-tarsus  $\times 386$ .  
 FIG. 107 *b*. Ambulacrae II  $\times 435$ .  
 FIG. 108. Plumula attached to the dorsal  
 side  $\times 540$ .

*Urosejus acuminatus* (K.) Berl., nymph.

- FIG. 109. Dorsal side  $\times 53$ .  
 FIG. 110. Ventral side  $\times 70$ .  
 FIG. 111. Mandible  $\times 648$ .  
 FIG. 112. Hypostoma  $\times 540$ .  
 FIG. 113. Tritosternum  $\times 609$ .  
 FIG. 114. Top of abdomen, ventral view  $\times 203$ .  
 FIG. 115. Distal half of tarsus I  $\times 203$ .

*Urodinychus Kramerii* (G. Can.)  
nymph.

- FIG. 116. Ventral side  $\times 100$ .  
 FIG. 117. Anal shield and aperture  $\times 496$ .

## adult.

- FIG. 118. Hypostoma ♂  $\times 386$ .  
 FIG. 119. Genital aperture ♂  $\times 203$ .  
 FIG. 120. Dorsal side (without hairs) ♀  $\times 53$ .  
 FIG. 121. Part of tectum  $\times 203$ .  
 FIG. 122. Part of marginal shield  $\times 270$ .  
 FIG. 123. Mandible ♀  $\times 464$ .  
 FIG. 124. Hypostoma ♀, nymph  $\times 540$ .  
 FIG. 125. Maxillary palpus ♀  $\times 435$ .  
 FIG. 126. Ventral side ♀  $\times 53$ .

## PLATE XXIV.

*Urodinychus Kramerii*.

- FIG. 127. Tritosternum. Ventral view  $\times 435$ .  
 FIG. 128. Top of genital shield  $\times 496$ .  
 FIG. 129. Stigma and peritrema  $\times 112$ .

- FIG. 130. Coxa, trochanter and femur I  $\times 270$ .  
 FIG. 131. Femur III  $\times 270$ .  
 FIG. 132. Femur IV  $\times 270$ .

*Urodiscella adrena* nov. spec. ♀

FIG. 133. Dorsal side, marginal hairs and structure only delineated on the right side × 72.

FIG. 134. Ventral side × 72.

FIG. 135. Maxillary palpus × 304.

FIG. 136. Tritosternum, dorsal view × 270.

FIG. 137. Leg I, dorsal view,  $0 \times 5 \frac{1}{2} \frac{3}{4}$  × 222.

FIG. 138. Femur II × 206.

FIG. 139. Top of tarsus III, with ambulacre × 386.

FIG. 40. Blade of femur IV × 270.

*Rhagidia gigas* var. *longipes* nov. var.

FIG. 141. Dorsal view, with legs I to III on right side × 56.

FIG. 142. Mandible × 155.

FIG. 143. Maxillary palpus × 100.

FIG. 144 a. Ambulacre I × 203.

FIG. 144 b. Ambulacre III × 203.

*Rhyncholophus* sp.

FIG. 145. Maxillary palpus.



# INDEX ALPHABÉTIQUE DES MATIÈRES

## 5 SÉRIE. TOME VIII.

- Aeari (1<sup>re</sup> Série) Biospeologica XXII (voir TRAGARDH), p. 519.
- Acinétiens (Étude monographique sur les —. I. Recherches expérimentales sur l'étendue des variations et les facteurs tératogènes) (voir COLLIN), p. 421.
- Anathia Pruvoti* n. sp., Bryozoaire de la Méditerranée (voir CALVET), N. et R., p. LVIII.
- Anchois (Sur les races locales de l'—) (voir FAGE), N. et R., p. LXXXII.
- Anoptophrya Brasili*. Léger et Duboscq (Conjugaison) (voir COLLIN), N. et R., p. XX.
- Ascaris* (Le système nerveux de l'—, d'après les travaux récents) (voir ROUVILLE), N. et R., p. CII.
- Awerinzew (S.). Ueber die Pigmente von *Strongylocentrotus droebachiensis*, N. et R., p. I.
- Balcans (Diptères cavernicoles recueillis par le Dr Absolon dans les —) (voir BEZZI), p. 1.
- Banyuls (Sur un *Tomopteris Apsteinii* Rosa récolté à la station zoologique de —) (voir MALAQUIN et CARIN), N. et R., p. XCVIII.
- Bathyscinus* cavernicoles des Pyrénées espagnoles (Nouvelles espèces de —) (voir JEANNEL), N. et R., p. LXXXI.
- Bezzi (M.). Diptères (1<sup>re</sup> Série) suivi d'un appendice sur les Diptères cavernicoles recueillis par le Dr Absolon dans les Balkans. Biospeologica XX, p. 1.
- Billard (A.). Note préliminaire sur les espèces nouvelles de *Plumulariidae* de l'expédition du « Siboga », N. et R., p. LXII.
- Biospeologica.**  
XX. — Diptères (Première série) suivi d'un appendice sur les Diptères cavernicoles recueillis par le Dr Absolon dans les Balkans (voir BEZZI), p. 1.  
XXI. — Description des Gamasides cavernicoles récoltés par A. Viré (voir BONNET), p. 381.  
XXII. — Aeari (First Series) (voir TRAGARDH), p. 519.
- Bonnet (A.). — Description des Gamasides cavernicoles récoltés par A. Viré. Biospeologica XXI, p. 381.
- Bryozoaires de la Méditerranée (Sur deux espèces nouvelles de —) (voir CALVET), N. et R., p. LVII.
- Calvet (L.). Sur deux espèces nouvelles de Bryozoaires de la Méditerranée: *Idmonea arborea* n. sp. et *Anathia Pruvoti* n. sp., N. et R., p. LVII.
- Carin (F.). Voir MALAQUIN et CARIN, N. et R., p. XCVIII.
- Cestes (Ciliés parasites des —) (voir CHATTON), N. et R., p. VIII.
- Chatton (E.). Ciliés parasites des Cestes et des Pyrosomes: *Perikaryon cesticola* n. g., n. sp., et *Conchophrys Davidoffi* n. g., n. sp., N. et R., p. VIII.
- Chevroton (L.) et F. VLÈS. — La cinématographie du développement embryonnaire de l'Oursin (*Paracentrotus lividus* Lk) et ses applications à la mécanique de la segmentation, p. 449.
- Ciliés parasites des Cestes et des Pyrosomes (voir CHATTON), N. et R., p. VIII.
- Collin (B.). Notes complémentaires sur la conjugaison des Infusoires Astomes. — I. *Anoptophrya Brasili* Léger et Duboscq, N. et R., p. XX.
- Collin (B.). Étude monographique sur les Acinétiens. — I. Recherches expérimentales sur l'étendue des variations et les facteurs tératogènes, p. 421.
- Conchophrys Davidoffi* n. g., n. sp., Cilié parasite des Pyrosomes (voir CHATTON), N. et R., p. VIII.
- Conjugaison des Infusoires astomes (voir COLLIN), N. et R., p. XX.
- Cuénot (L.). Les déterminants de la couleur chez les Souris. Étude comparative (7<sup>e</sup> note), N. et R., p. XI.
- Danois (E. le). Description d'un embryon de *Grampus griseus* Gray, p. 399.
- Diptères cavernicoles recueillis par le Dr Absolon dans les Balkans. Biospeologica XX (voir BEZZI), p. 1.
- Diptères (Première série) Biospeologica XX (voir BEZZI), p. 1.
- Engraulis encrassicholus* Linné (Sur les races locales de —) (voir FAGE), N. et R., p. LXXXII.
- Fage (L.). Sur les races locales de l'Anchois (*Engraulis encrassicholus* Linné). Réponse à M. Pietro lo Giudice, N. et R., p. LXXXII.
- Gamasides cavernicoles récoltés par A. Viré. Biospeologica XXI (voir BONNET), p. 381.
- Grampus griseus* Gray (Description d'un embryon de —) (voir DANOIS), p. 399.
- Idmonea arborea* n. sp., Bryozoaire de la Méditerranée (voir CALVET), N. et R., p. LVII.
- Infusoires astomes (Conjugaison des —) (voir COLLIN), N. et R., p. XX.
- Insectes aquatiques (Recherches physiologiques sur les —) (voir PORTIER), p. 89.
- Jeannel (R.). Nouvelles espèces des *Bathyscinus* cavernicoles (Coléoptères) des Pyrénées espagnoles, N. et R., p. LXXXI.
- Maja squinado* Latr. (Anatomie sommaire de la première Zoé de —) (voir SCHLEGEL), N. et R., p. XXIX.
- Malaquin (A.) et F. CARIN. Sur un *Tomopteris Apsteinii* Rosa récolté à la station zoologique de Banyuls, N. et R., p. XCVIII.
- Oursin (La cinématographie du développement embryonnaire de l'—) (voir CHEVROTON et VLÈS), p. 449.
- Paracentrotus lividus* Lk (La cinématographie du développement embryonnaire de —) (voir CHEVROTON et VLÈS), p. 449.
- Perikaryon cesticola* n. g., n. sp., Cilié parasite des Cestes (voir CHATTON), N. et R., p. VIII.

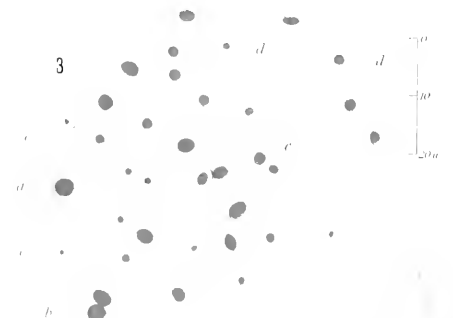
- Pigmente von *Strongilocentrotus droebachiensis* (voir AWERINZEW), N. et R., p. I.
- Planulariidae* de l'expédition du « Siboga » (Note préliminaire sur les espèces nouvelles de —) (voir BILLARD), N. et R., p. LXII.
- Portier (P.). Recherches physiologiques sur les Insectes aquatiques, p. 89.
- Pyrenées espagnoles (Nouvelles espèces de *Bathysciinae* cavernicoles des —) (voir JEAN-NE), N. et R., p. LXXXI.
- Pyrosomes (Ciliés parasites des —) (voir CHATTON), N. et R., p. VIII.
- Rouville (E. de). Le système nerveux de l'*Ascaris*, d'après les travaux récents (Revue critique), N. et R., p. CII.
- Schlegel (C.). Anatomie sommaire de la première Zoé de *Maja squinado* Latr., N. et R., p. XXIX.
- Souris (Les déterminant de la couleur chez les —) (voir CTÉNOT), N. et R., p. XL.
- Strongilocentrotus droebachiensis* (Ueber die Pigmente von —) (voir AWERINZEW), N. et R., p. I.
- Tamopteris Apsteini* Rosa récolté à la station zoologique de Banyuls (Sur un —) (voir MALAQUIN et CARIN), N. et R., p. XCVIII.
- Tragardh (J.). Acari (1<sup>re</sup> Series) Biospeologica XXII, p. 519.
- Vlès (F.). Voir CHEVROTON et VLÈS, p. 449.
- Zoé de *Maja squinado* Latr. (Anatomie sommaire de la première —) (voir SCHLEGEL), N. et R., p. XXIX.



1



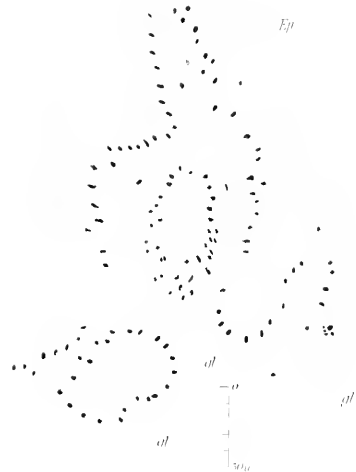
3



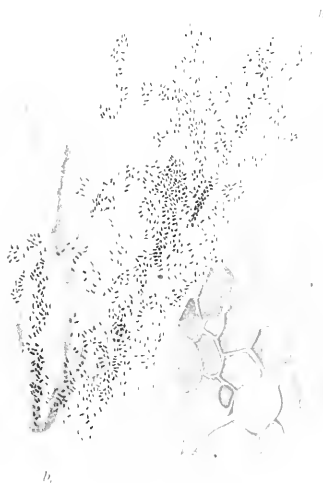
4



2



6



5



7

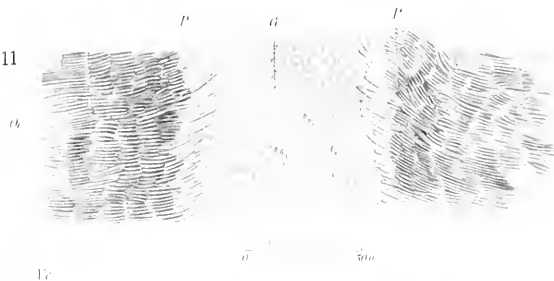




8



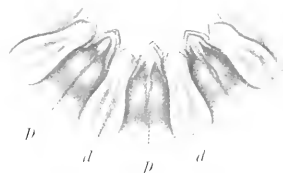
11



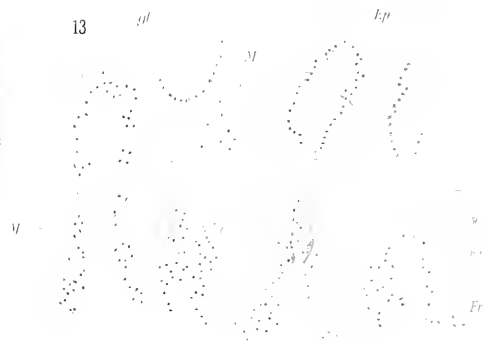
12



10



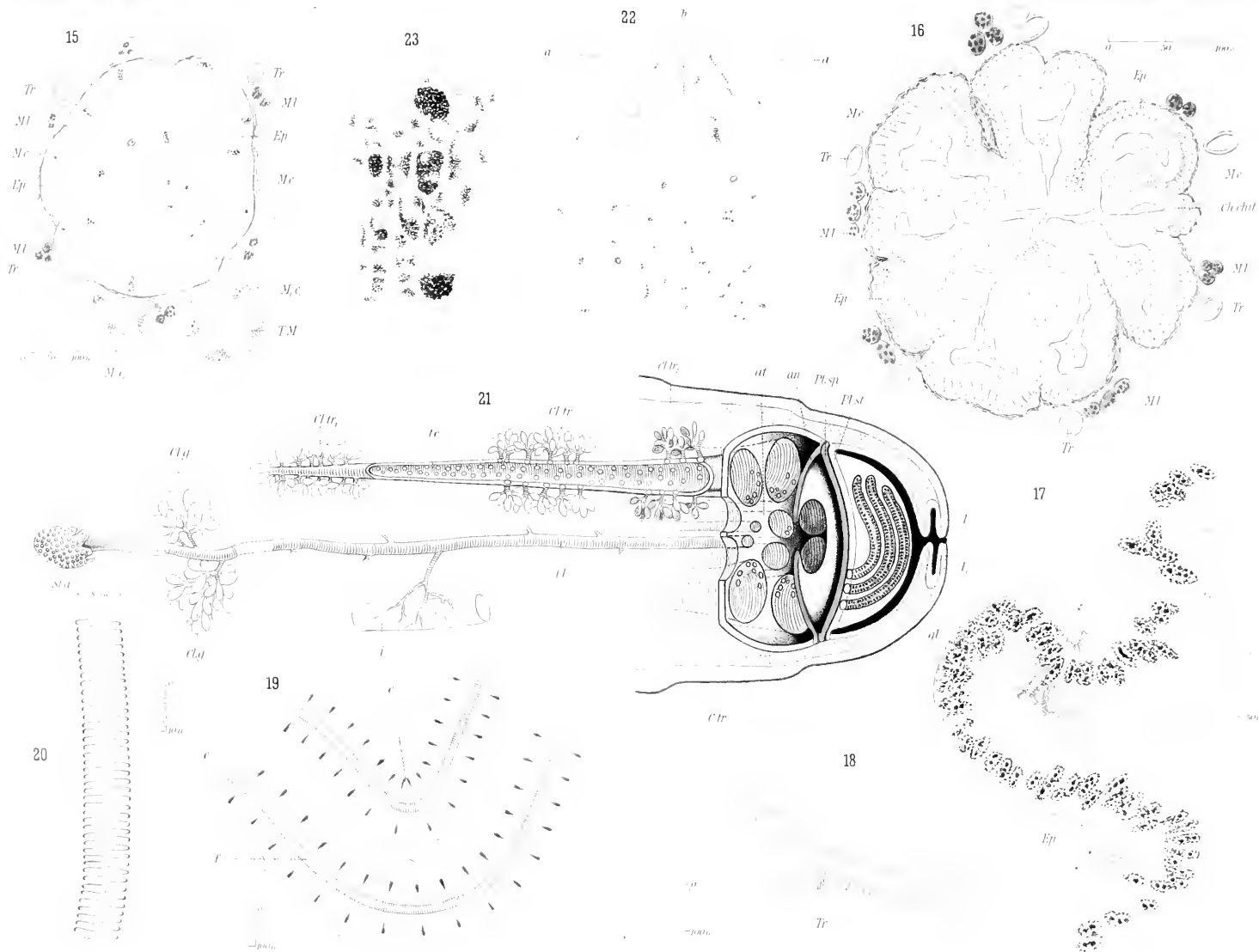
13



14

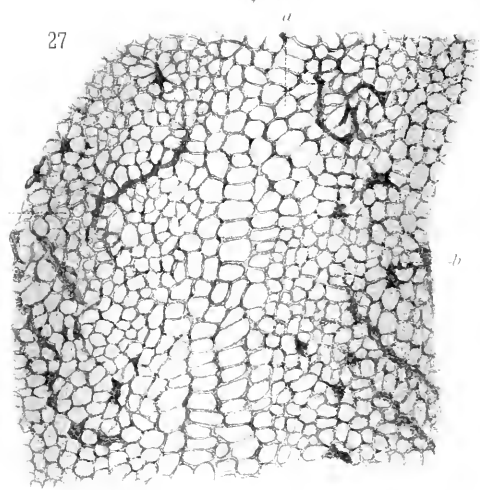
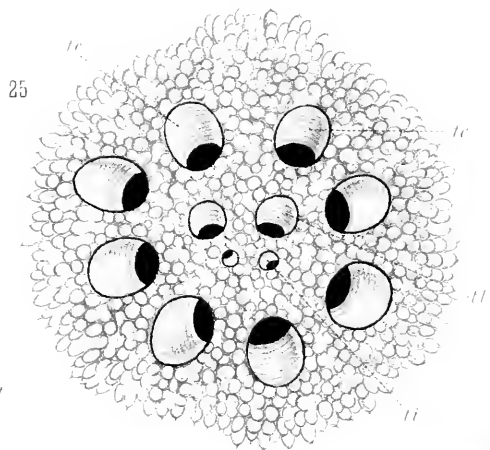
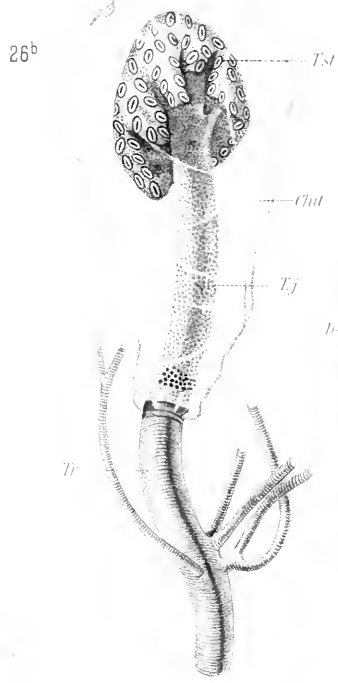
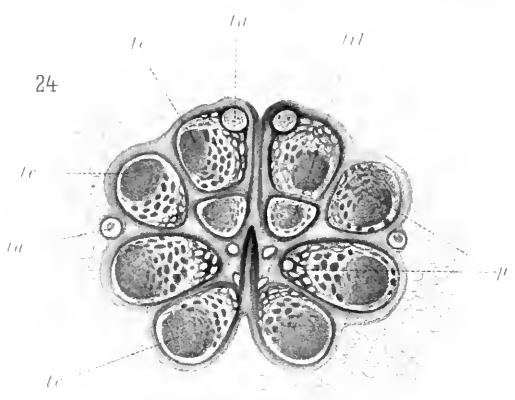
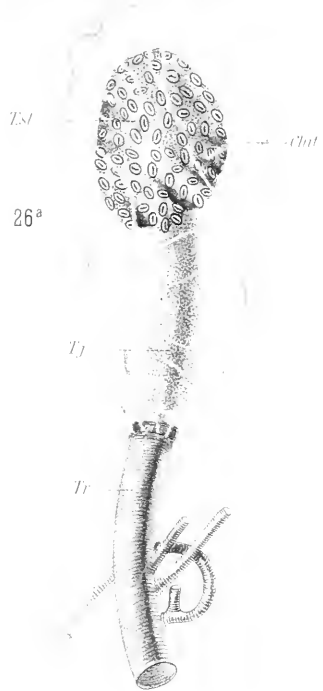




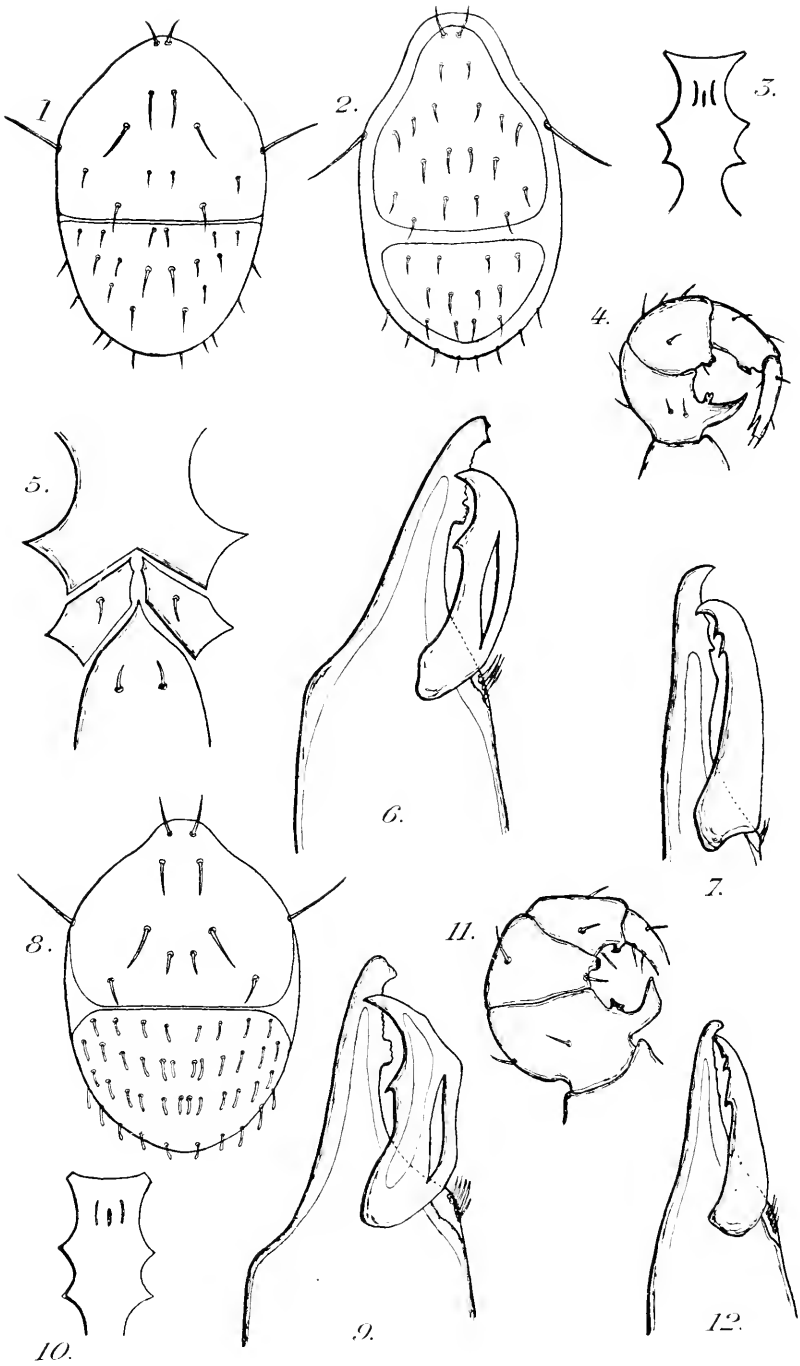










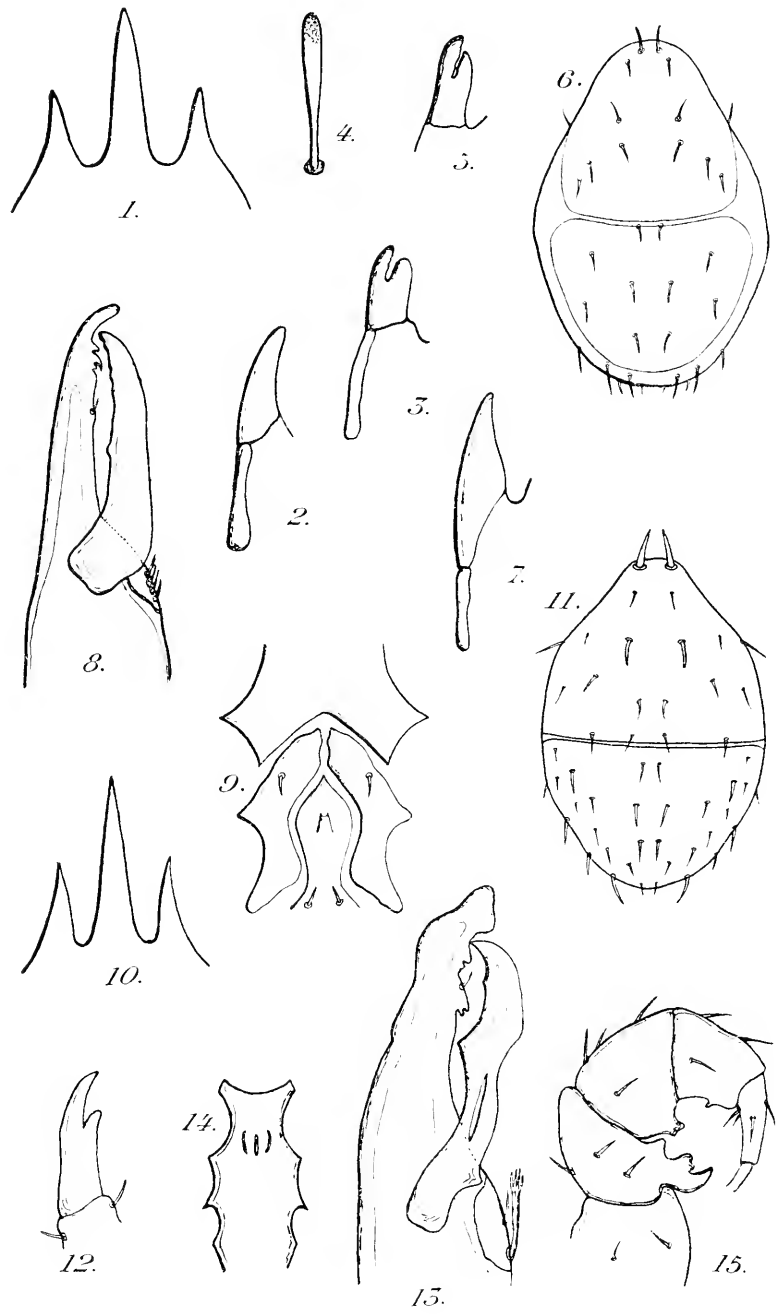


A. Bonnet del.

Eug. Morieu, imp.

de Masin, sc.

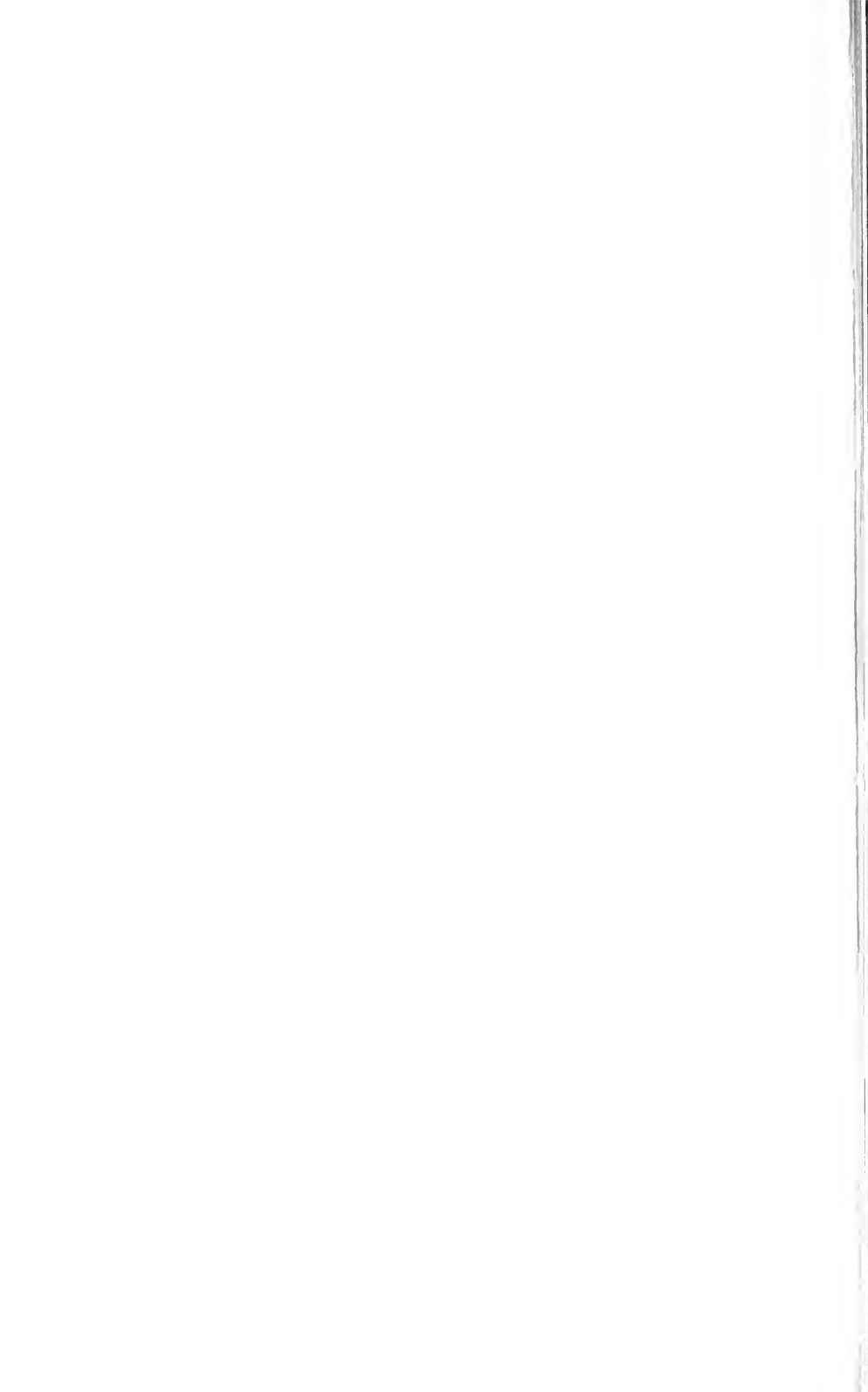


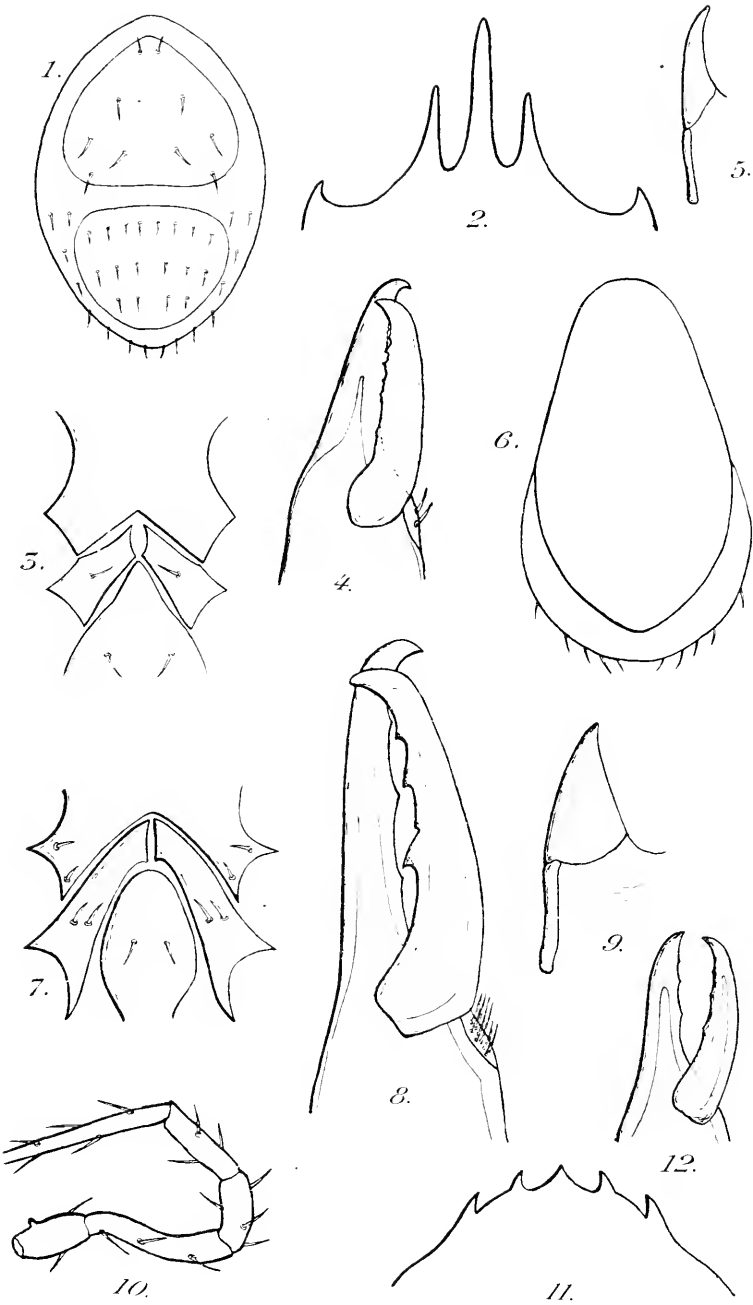


A. Bonnet del.

Eug. Morieu, imp.

de Masin, sc.

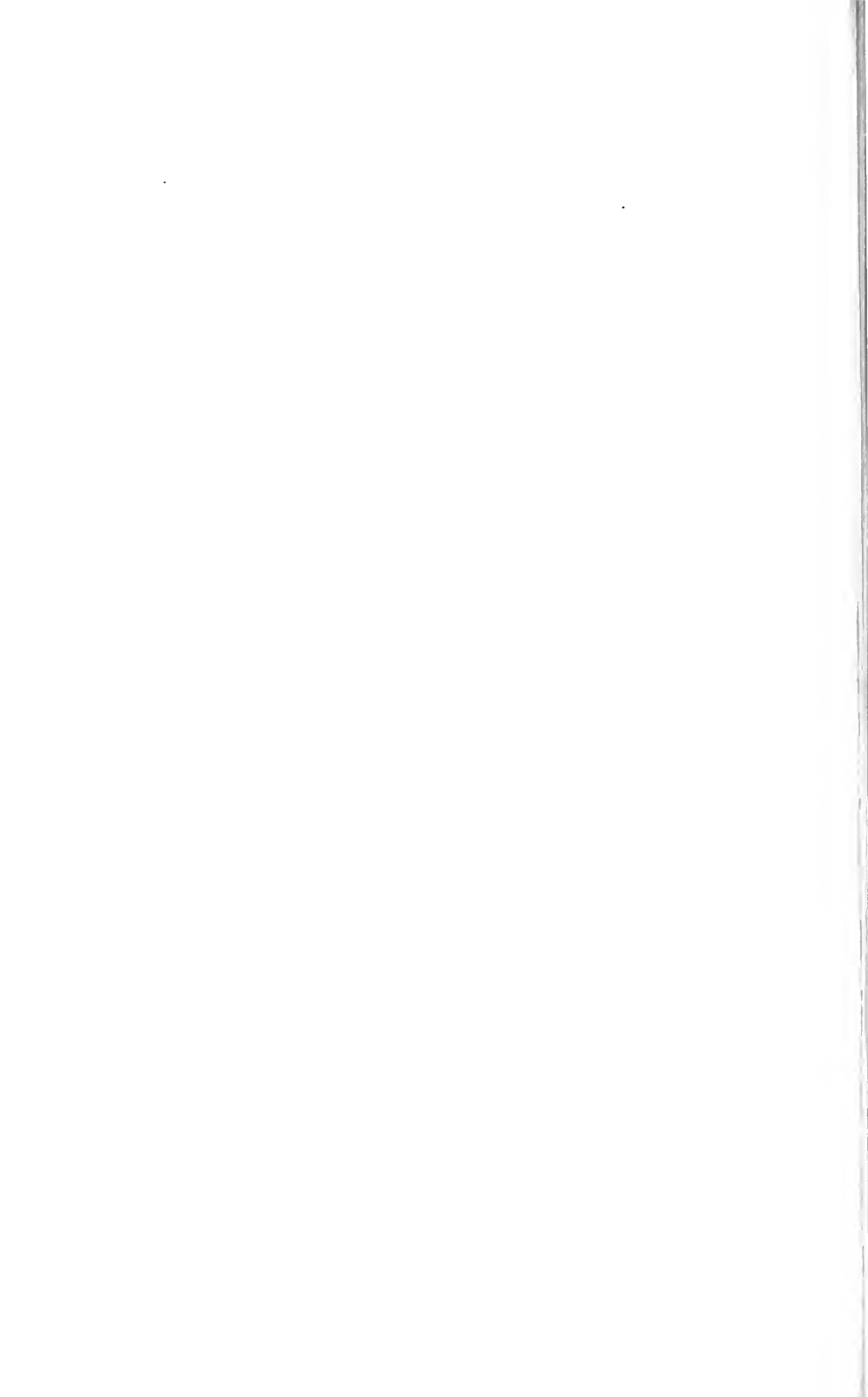




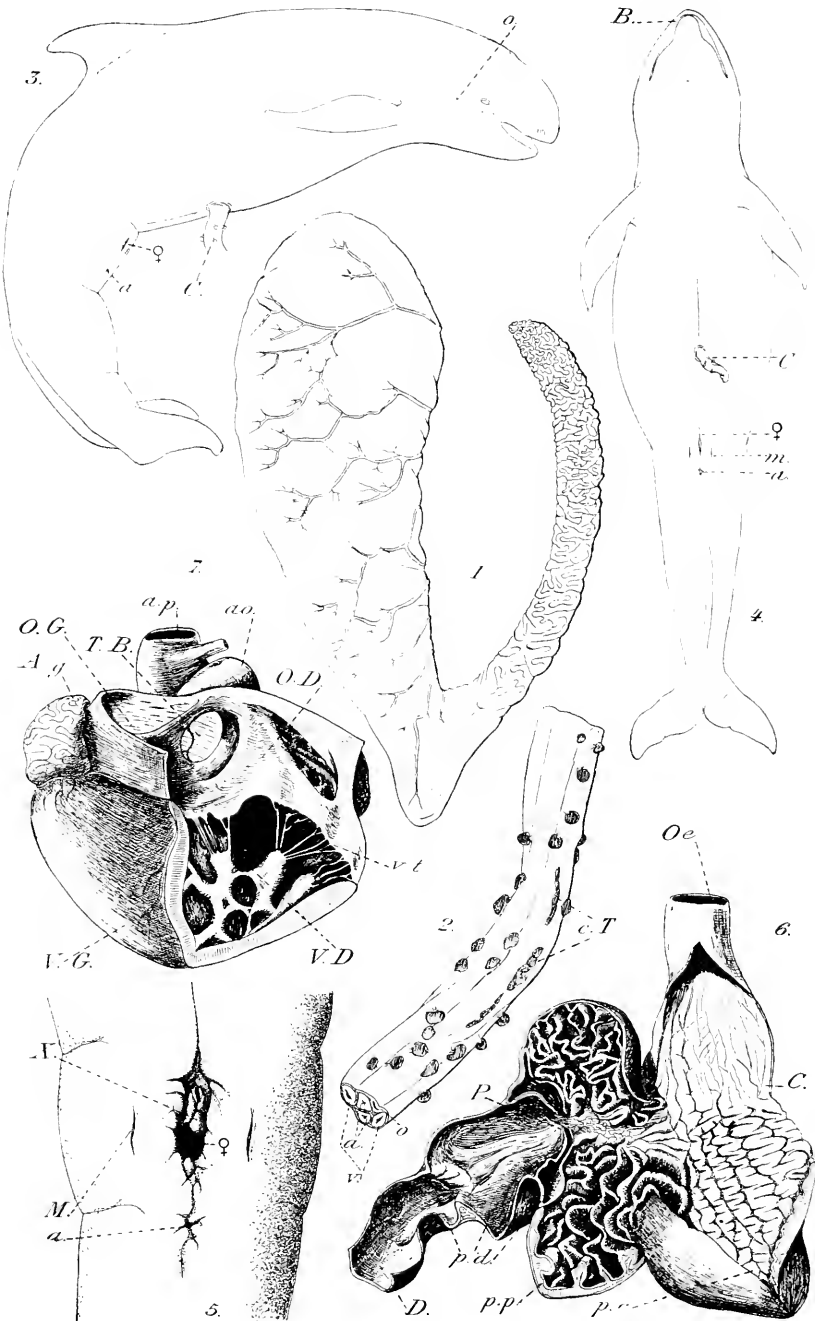
Bonnet del.

Eug. Morieu, imp.

de Masin, sc.





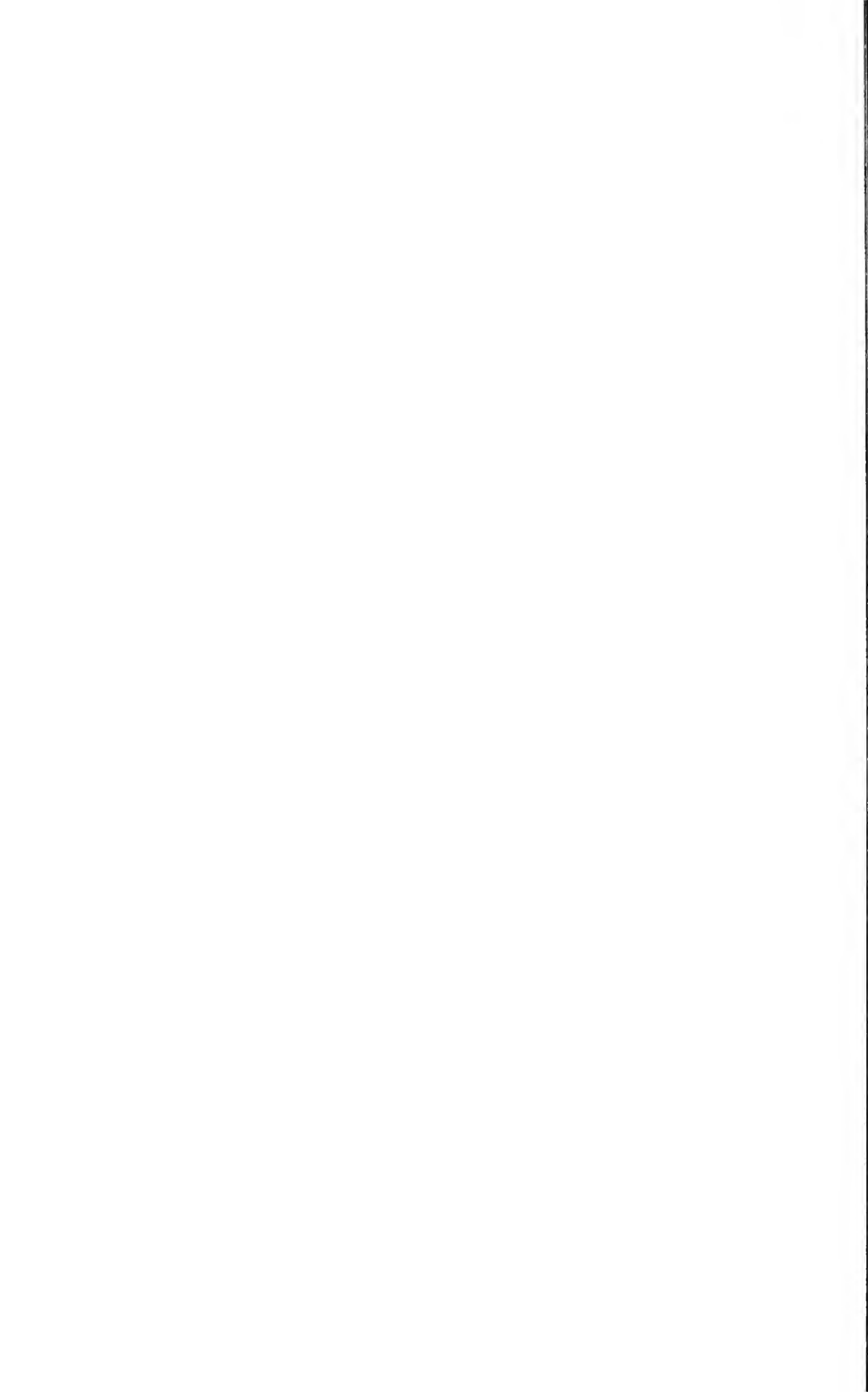


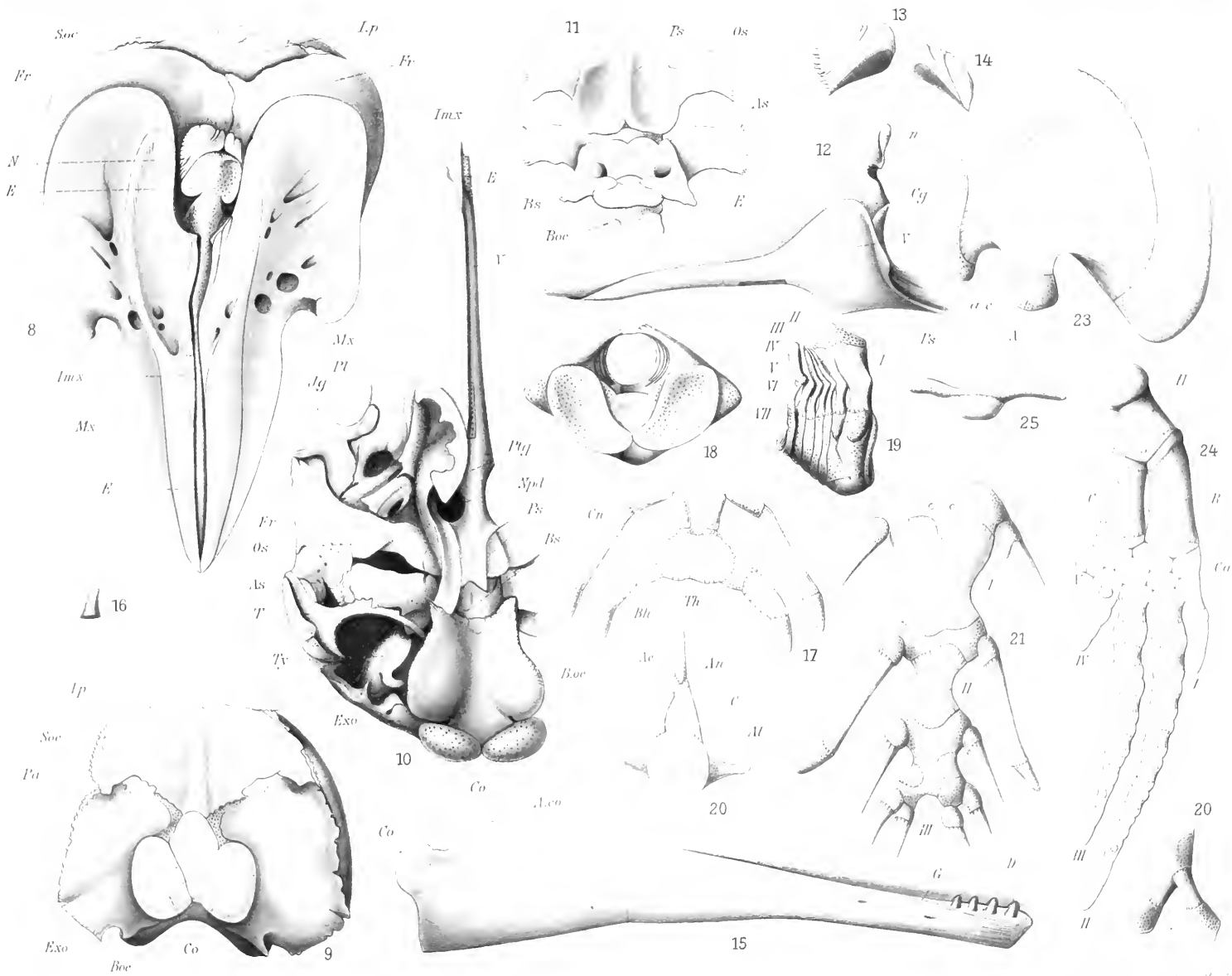
Le Danois del.

Eug. Morieu, imp.

de Masin sc.

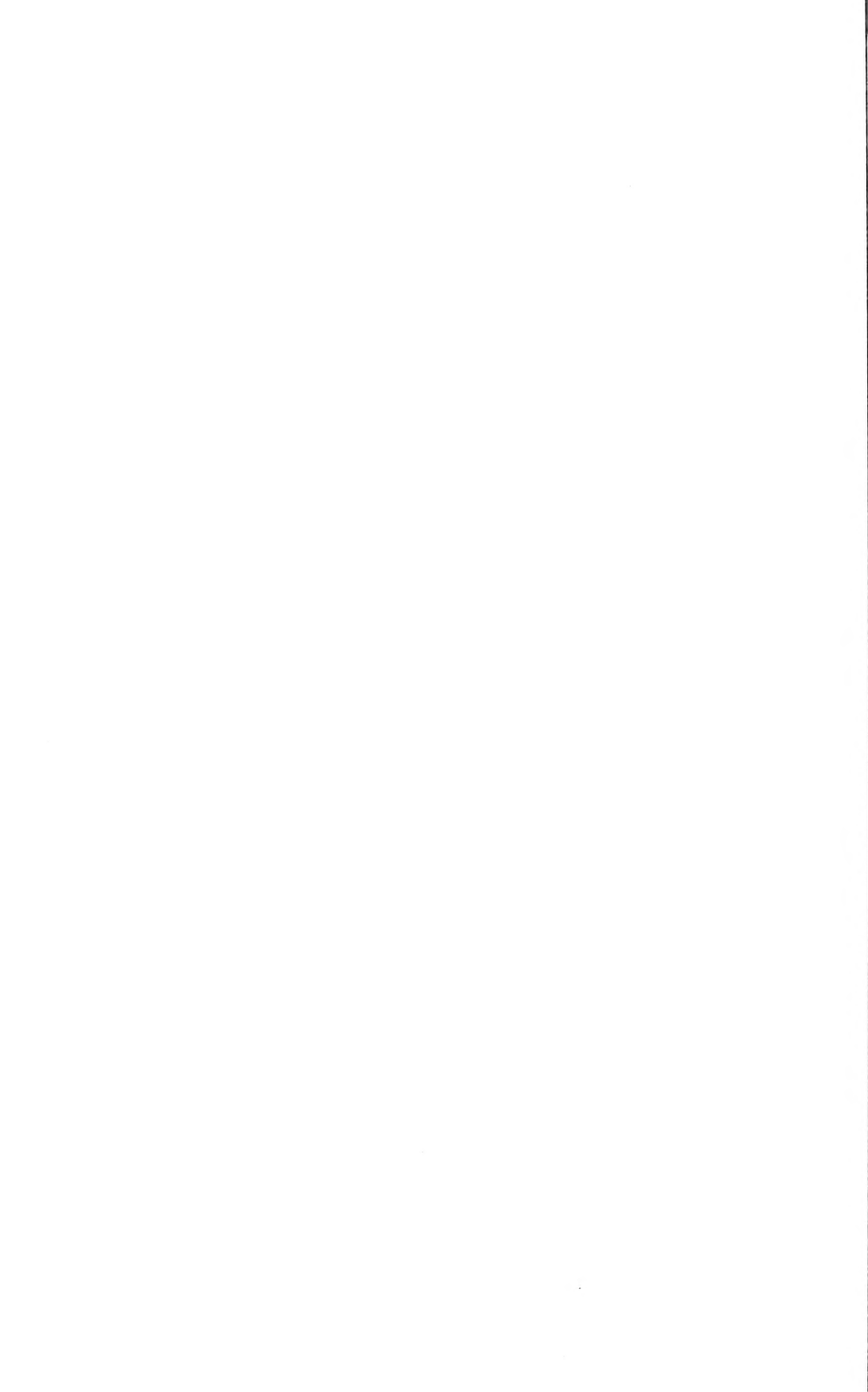
Embryon de Grampus

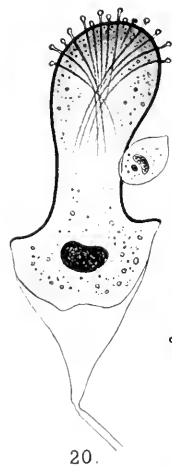




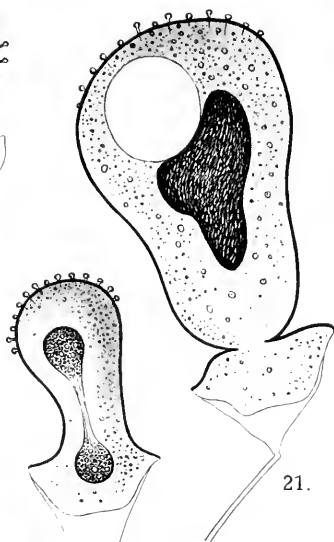




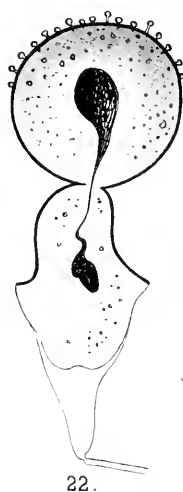




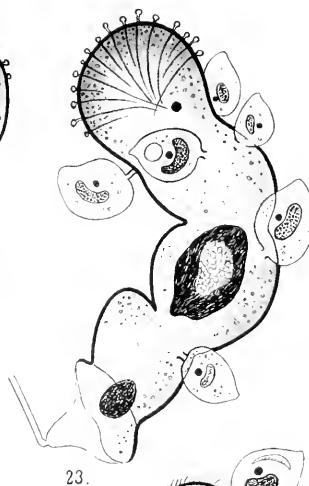
20.



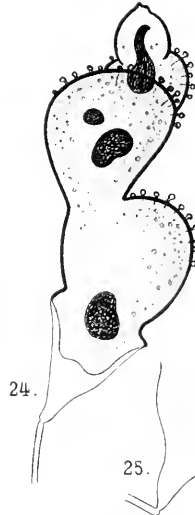
21.



22.



23.

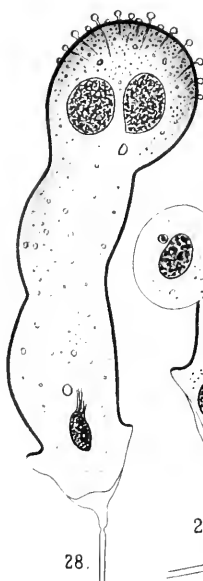


24.

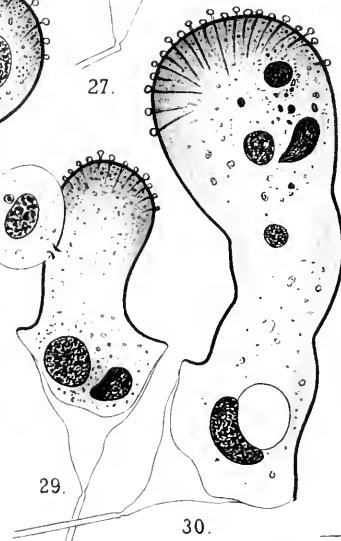


25.

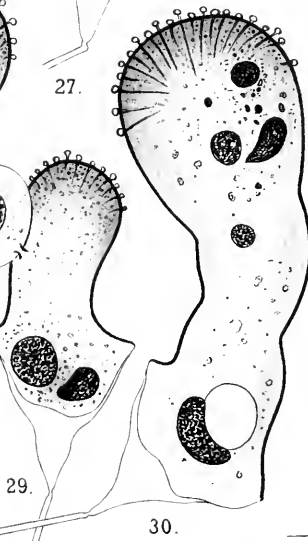
26.



27.



28.



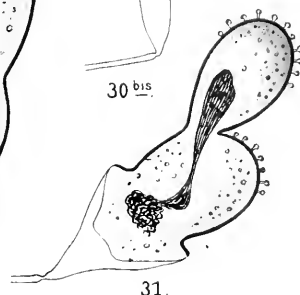
29.



30.



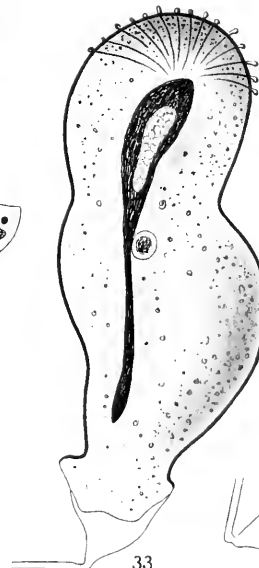
30 bis



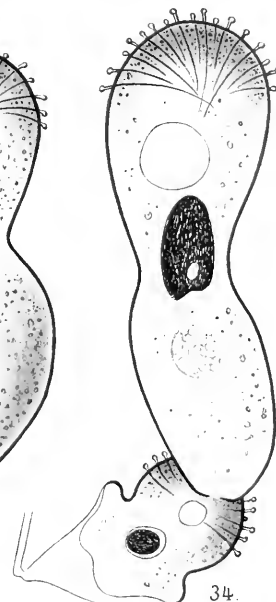
31.



32.



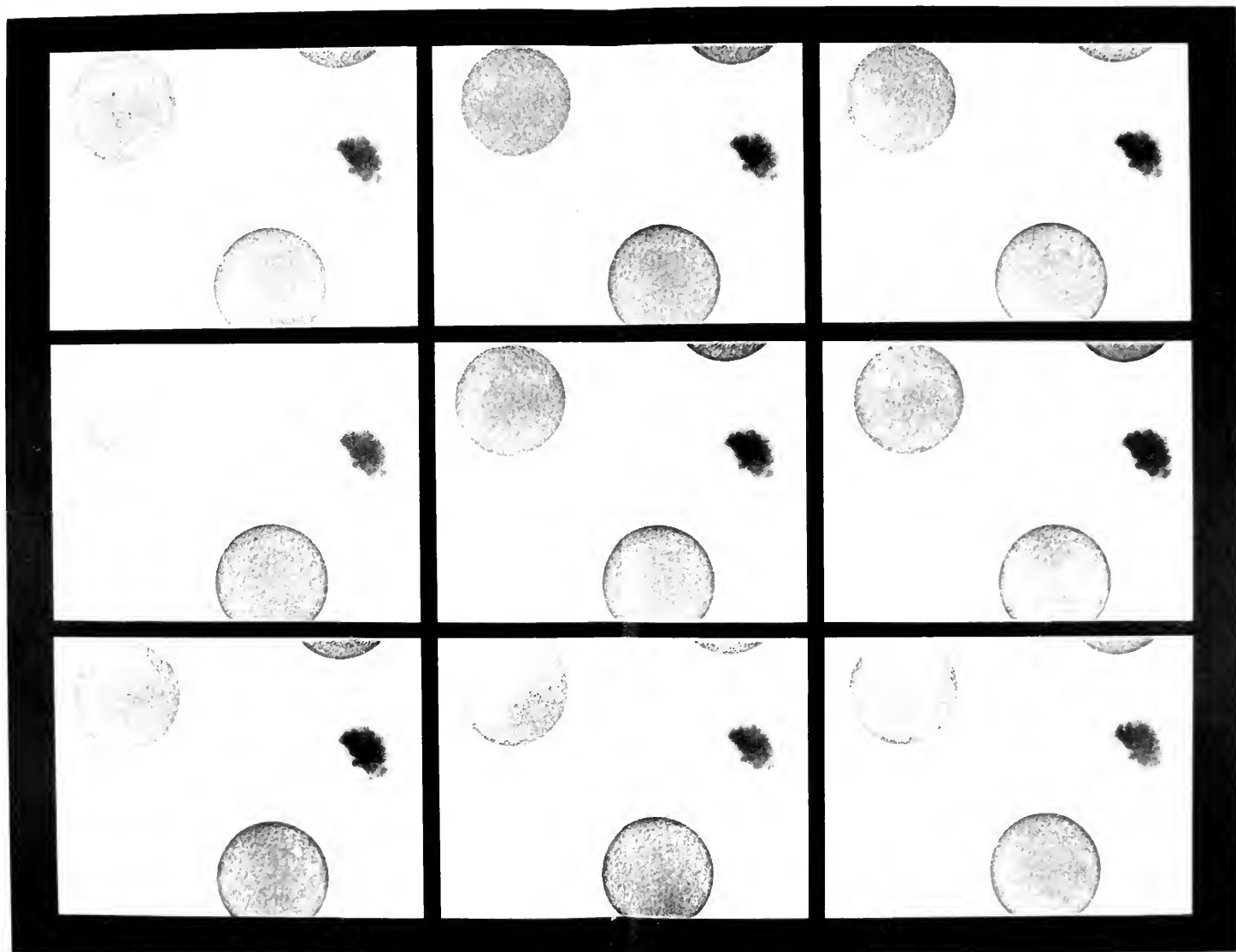
33.



34.



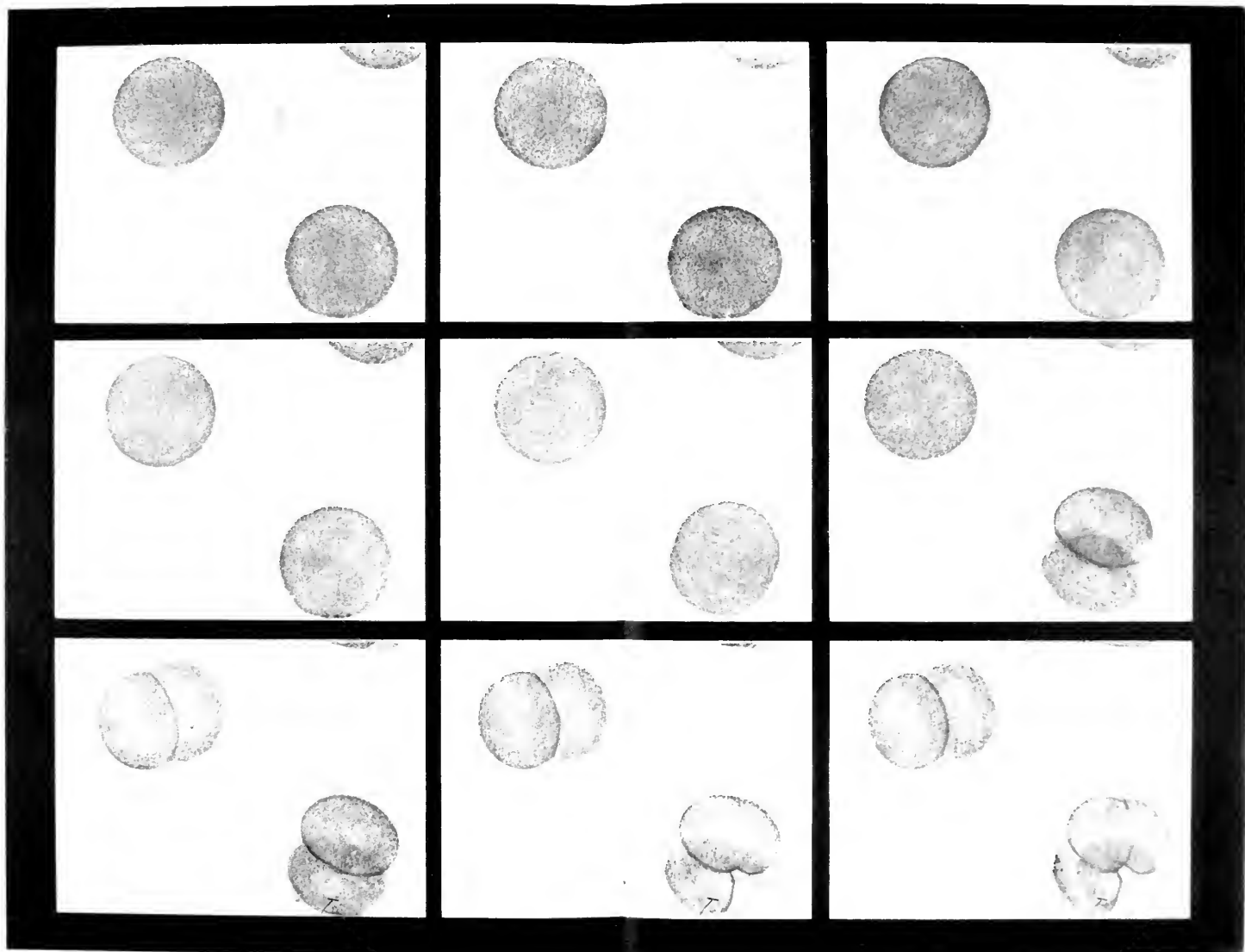




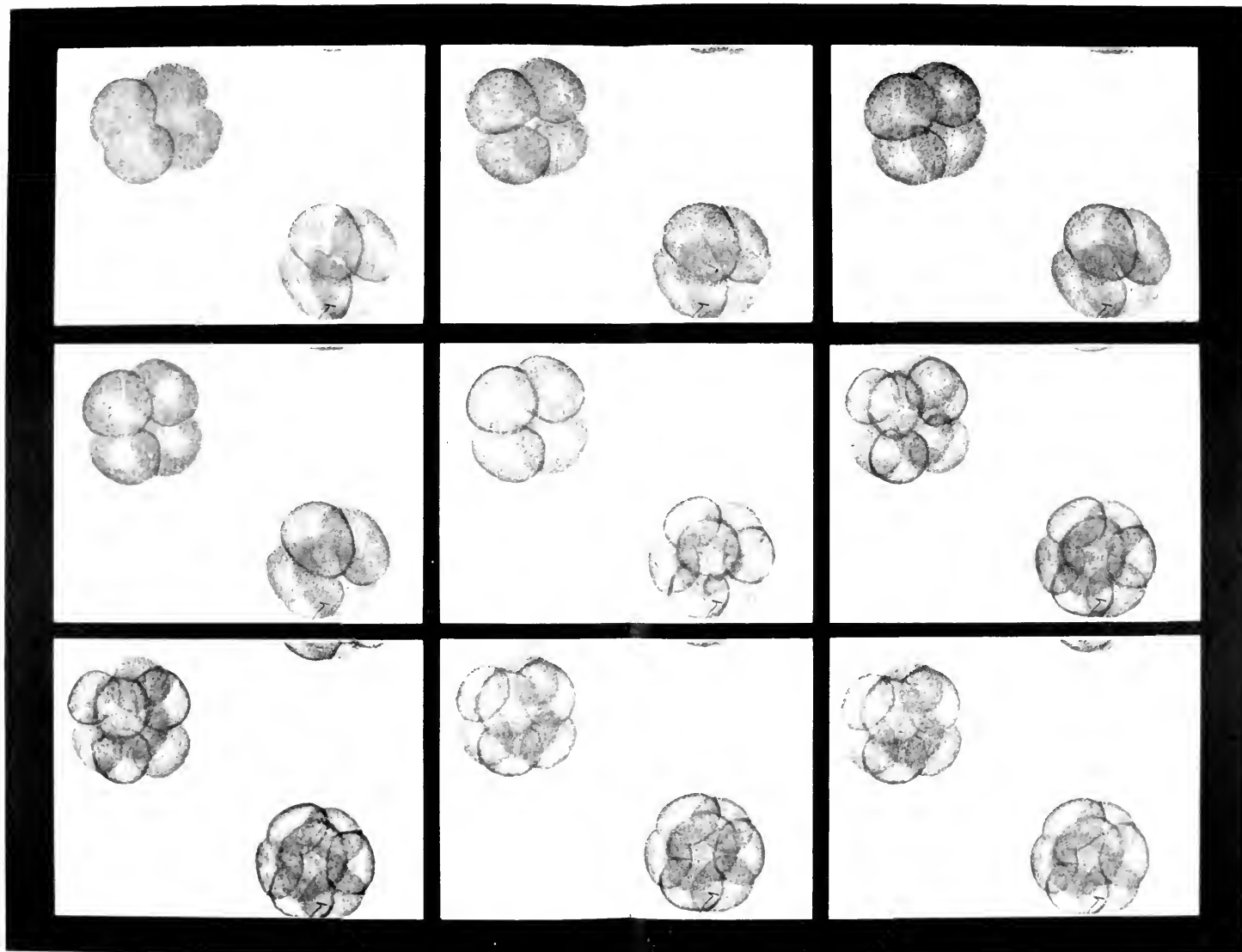
Phototypie Berthoud, Paris

DÉVELOPPEMENT NORMAL DE L'ŒUF IN (PARACENTROTUS LIVIDUS LK)



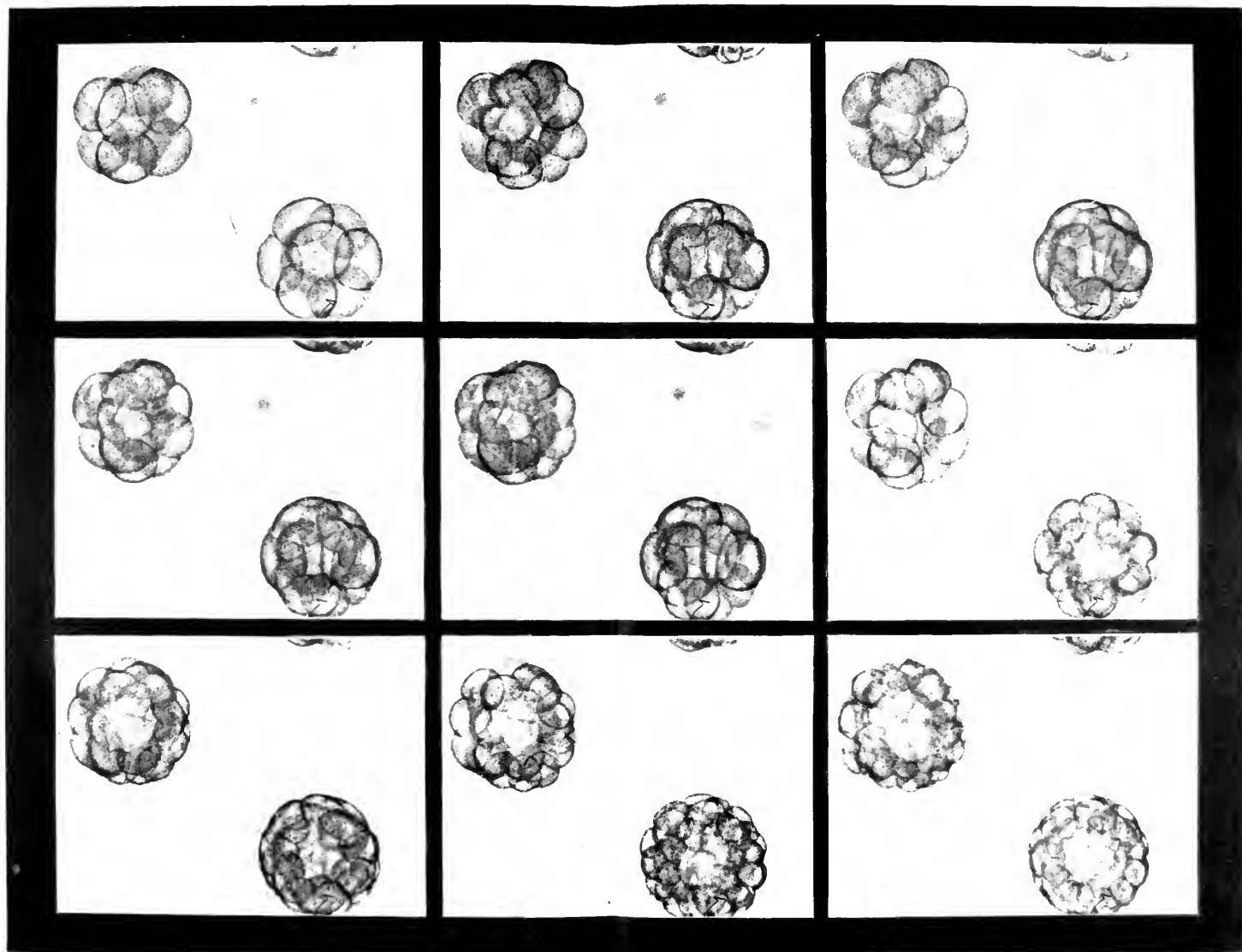






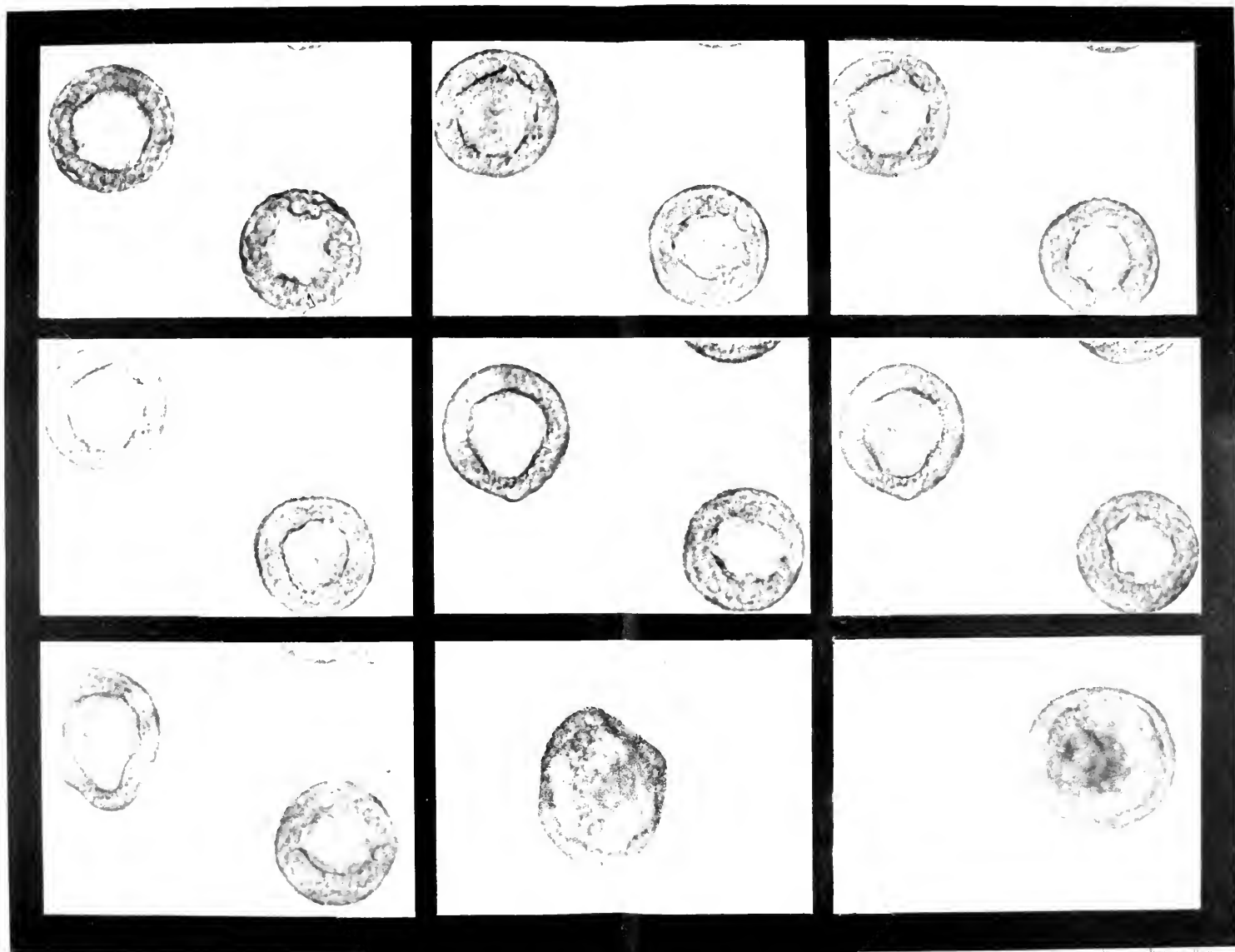
Phototypie Berthoud, Paris





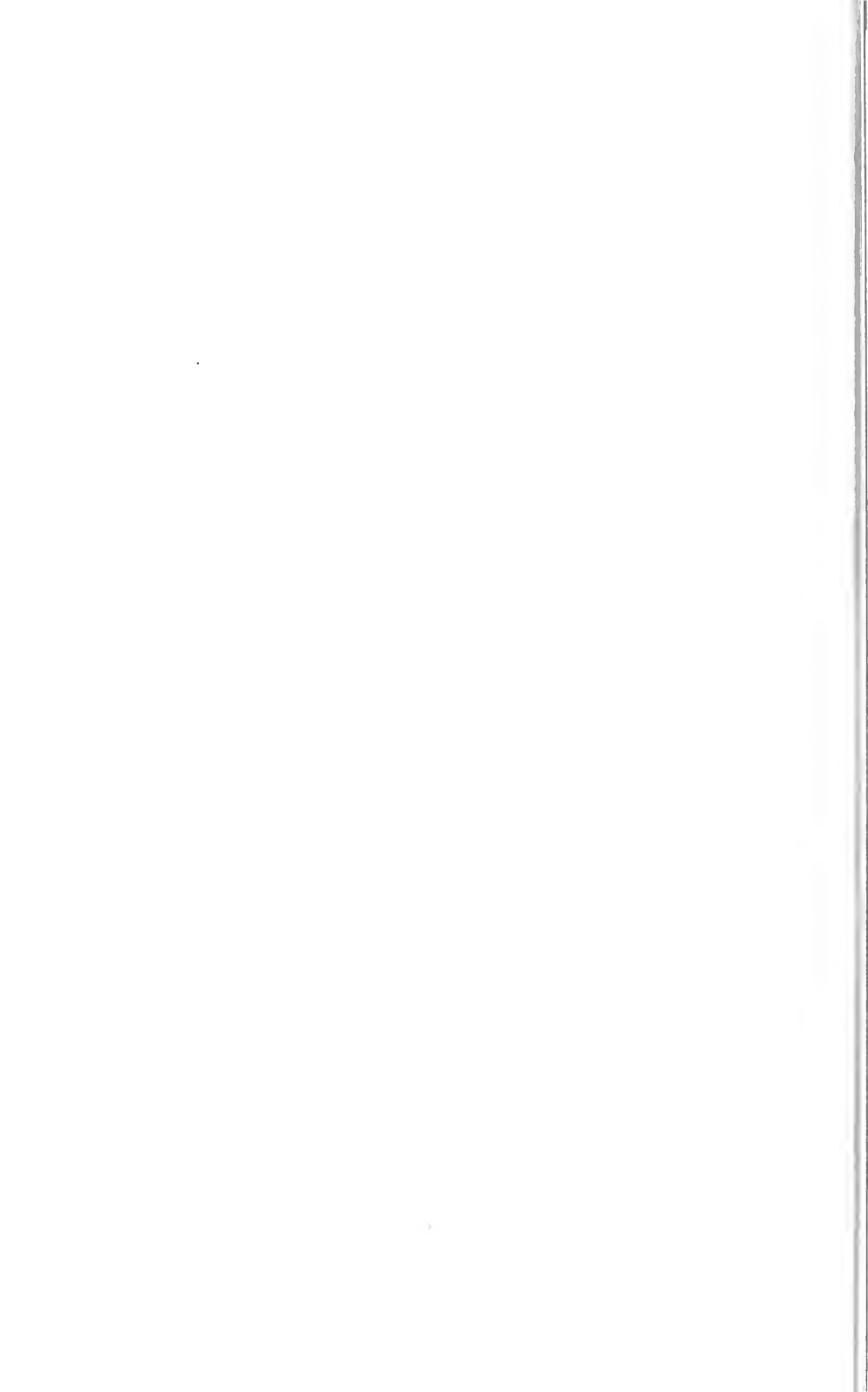


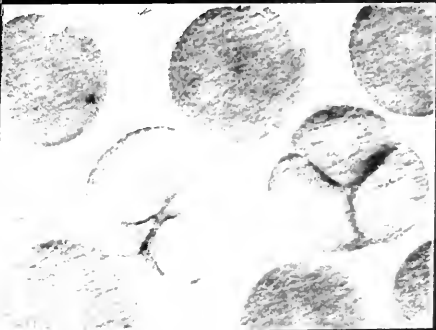
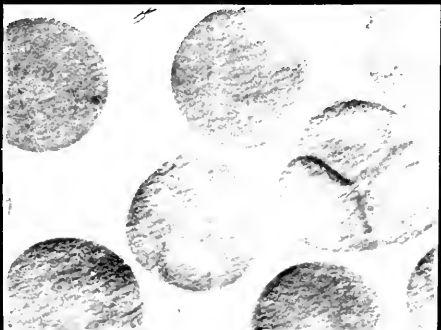
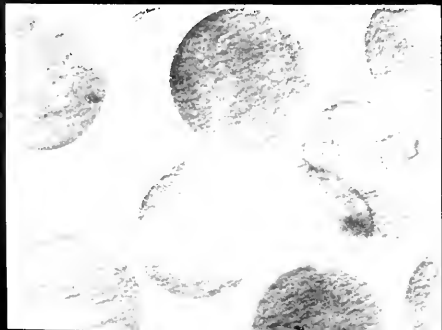
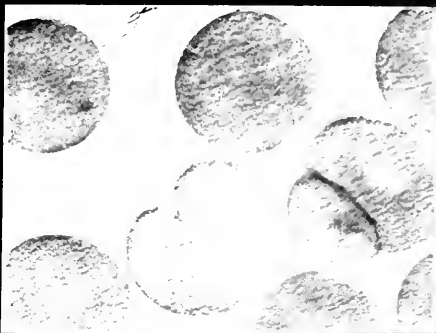
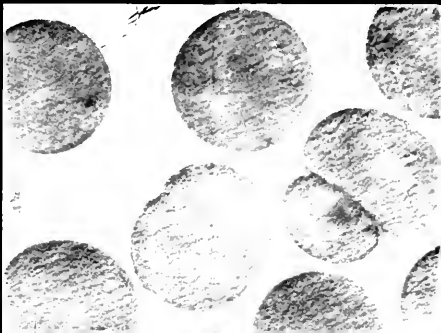
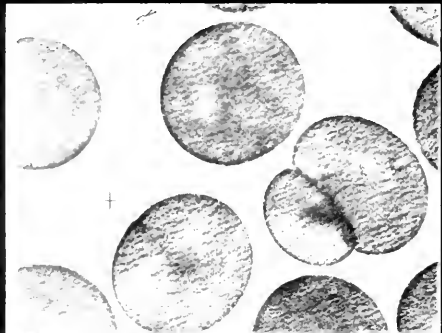
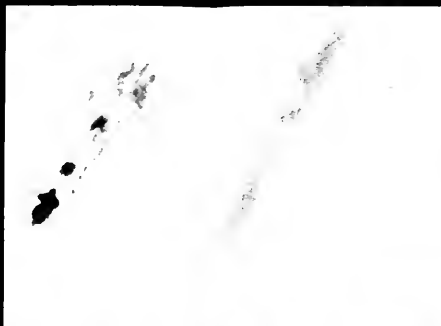
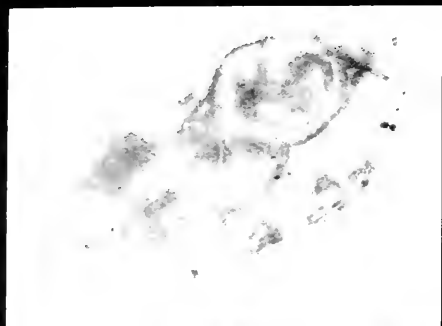




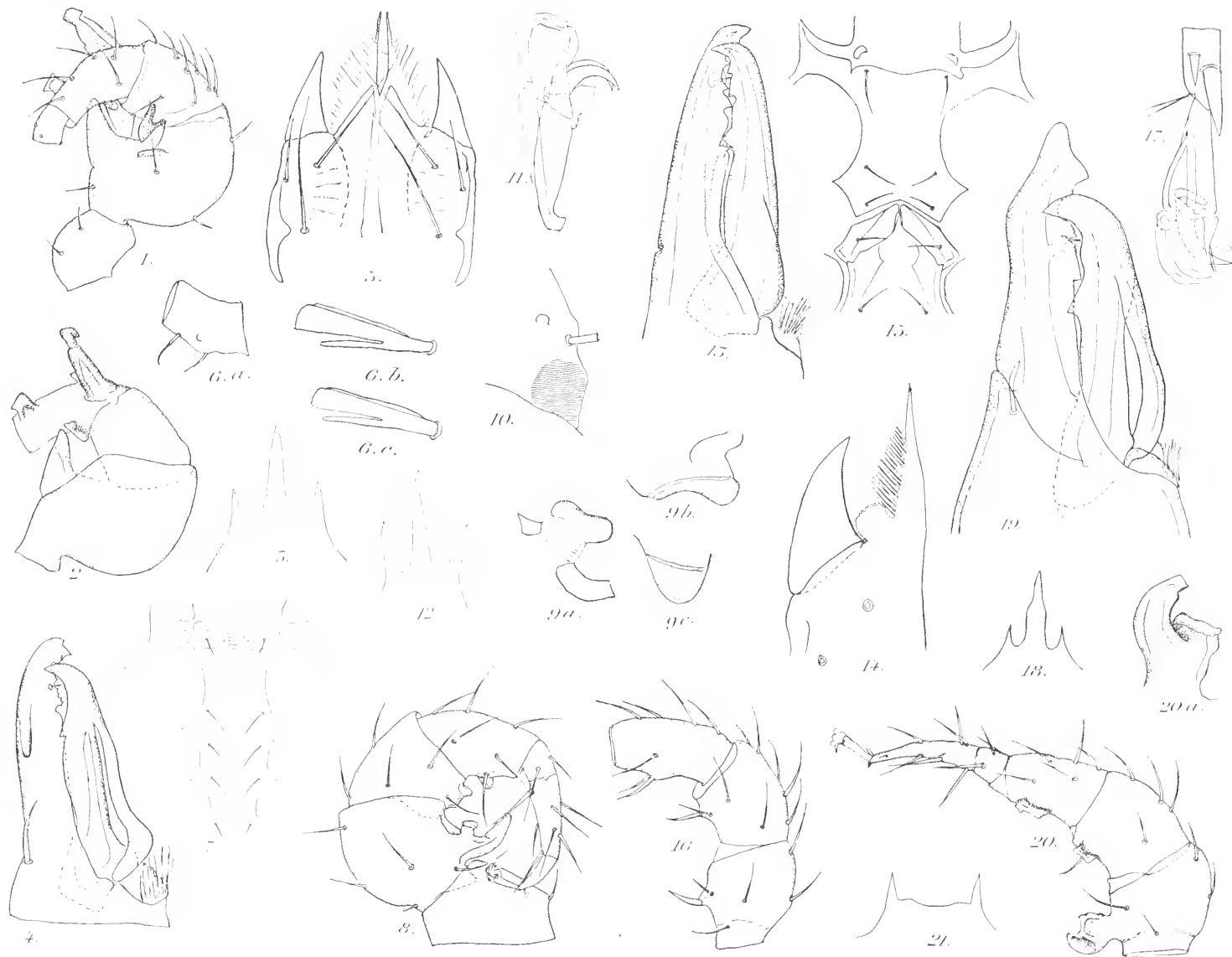
Photographie par L. L. L.

DÉVELOPPEMENT NORMAL DE L. PURPURIN



Phototype: <http://www.elsevier.com/locate/ymbs>





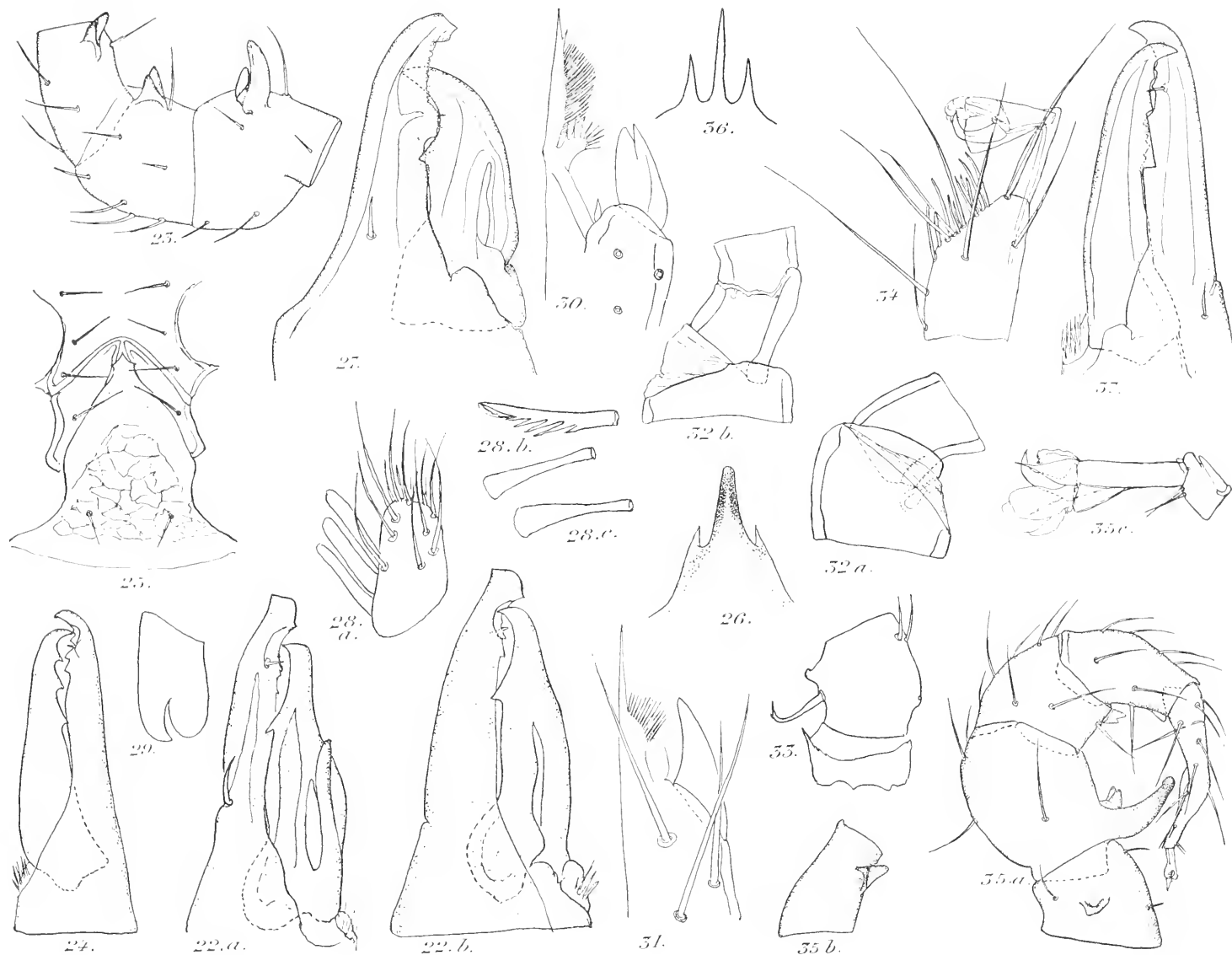
Auct. del.

Eug. Morieu, imp.

de Meun, sc.

Fig. 1 and 2 : *Pergamasus crassipes* var. *lingicornis*. — Fig. 3 to 17 : *Eugamasus magnus cavernicola*. — Fig. 18 to 20 : *E. omphalus*. — Fig. 21 : *E. cernutus pygmaeus*.





Auct. del

Eug. Morieu, imp.

de Masin, sc.

Fig. 22 to 25 : *Eugamasus cornutus pygmaeus* — Fig. 26 to 28 : *E. cornutus pygmaeus* — Fig. 29 to 31 : *E. cornutus pygmaeus* — Fig. 32 to 35 : *E. niveus*







Auct. del

Eug. Morien, imp.

de Masin, sc.

Fig. 38 to 44 : *Gamasoides armatus* — Fig. 45 to 59 : *Euryparasitus terribilis*.





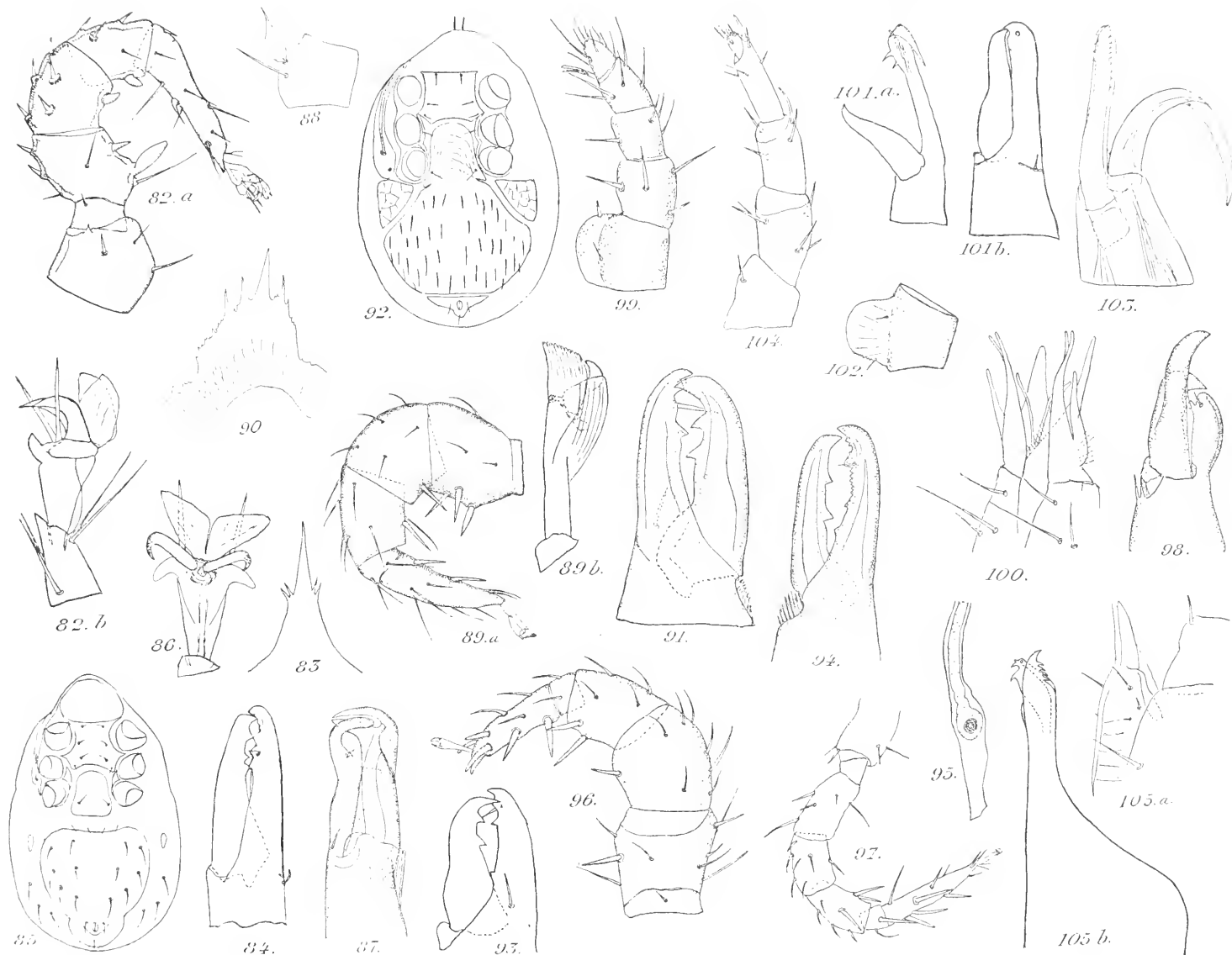
Auct. del.

Eng. Morcu, imp.

de Mezin, sc.

Fig. 60 : *Euryparasitus terribilis*. — Fig. 61 to 64 : *Holostaspis vagabundus*. — Fig. 65 to 68 : *Cyrtolaelaps transisialis*. — Fig. 69 to 74 : *Pachylaelaps pectinifer*. — Fig. 75 to 81 : *Protolaelaps brevispinosus*.





Auct. del.

Eug. Morieu, imp.

de Mason, sc.

Fig. 82 to 86 : *Protolaelaps brevispinosus*. — Fig. 87 to 89 : *Haemogamasus hirsutus*. — Fig. 90 to 93 : *Eulaelaps arcualis*. —Fig. 94 to 97 : *Hypoaspis aculeifer*. — Fig. 98 to 102 : *Liponyssus lepidopeltis*. — Fig. 103 to 105 : *Spinturnix murinus*.





Auct. del

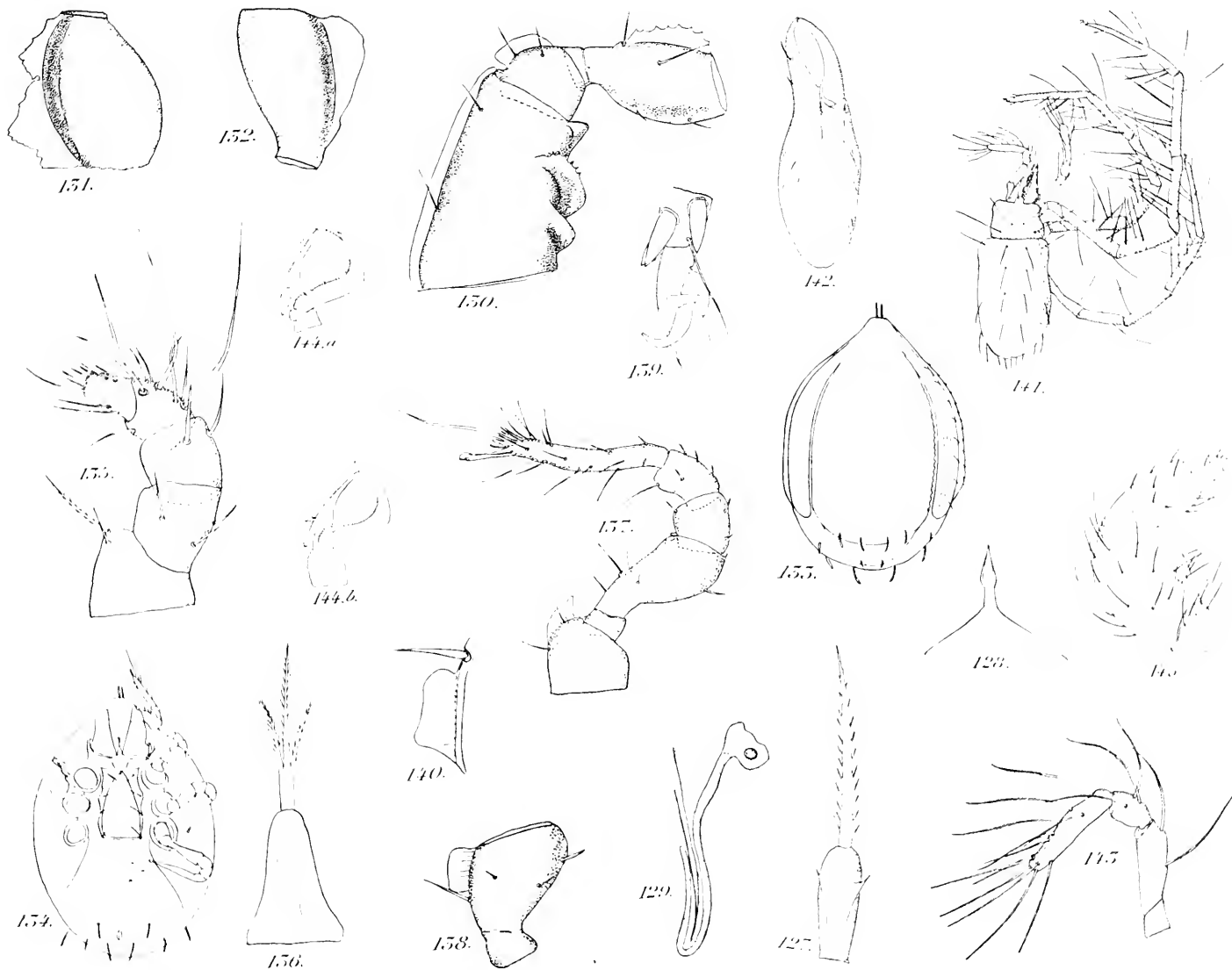
Eug. Moriciu, imp.

de Masu, sc.

Fig. 106 to 108 : *Zercon* sp. — Fig. 109 to 115 : *Urosejus acuminatus*. — Fig. 116 to 126 : *Urodinychus Kramerii*.







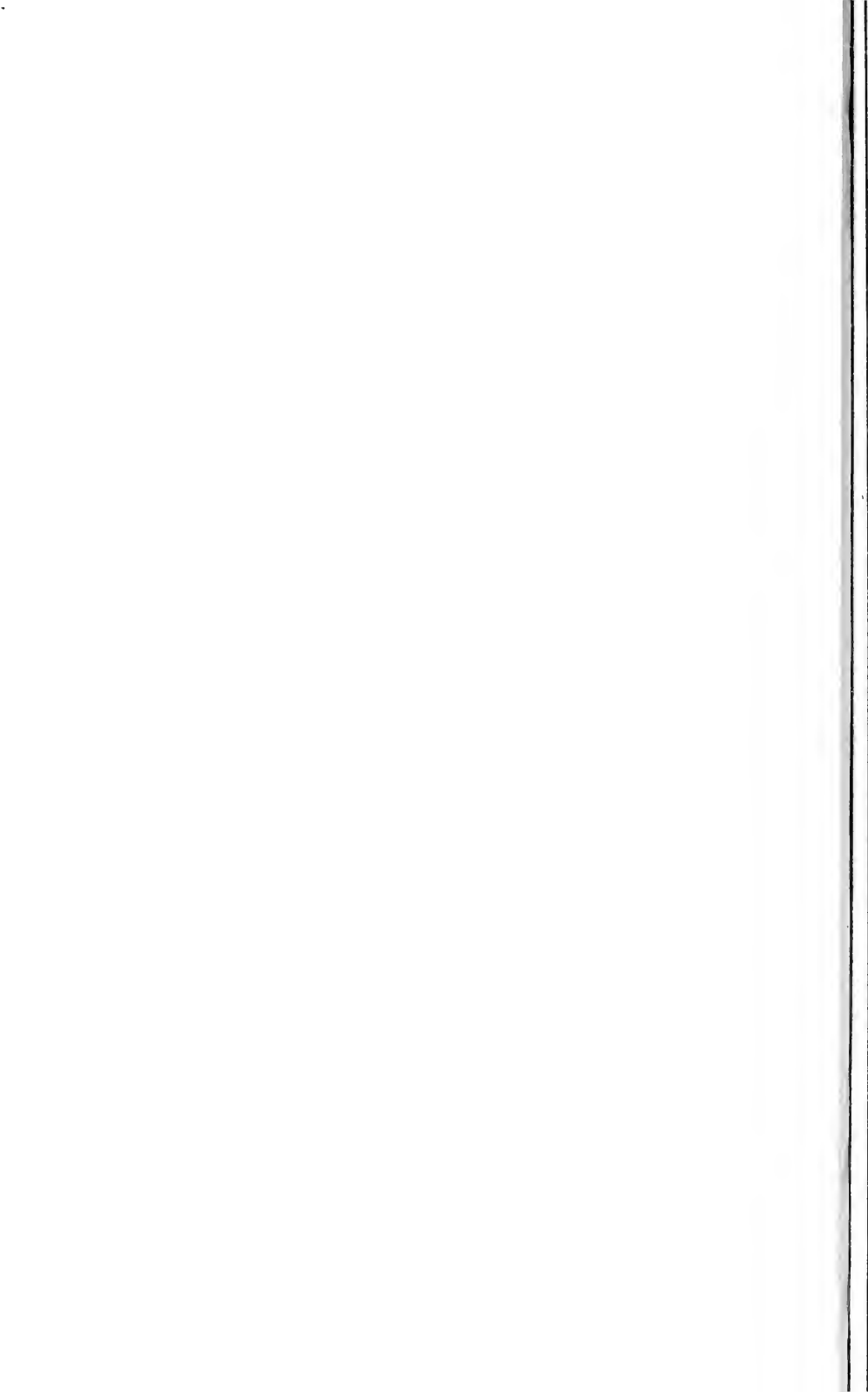
Auct. del.

Eug. Morien, imp.

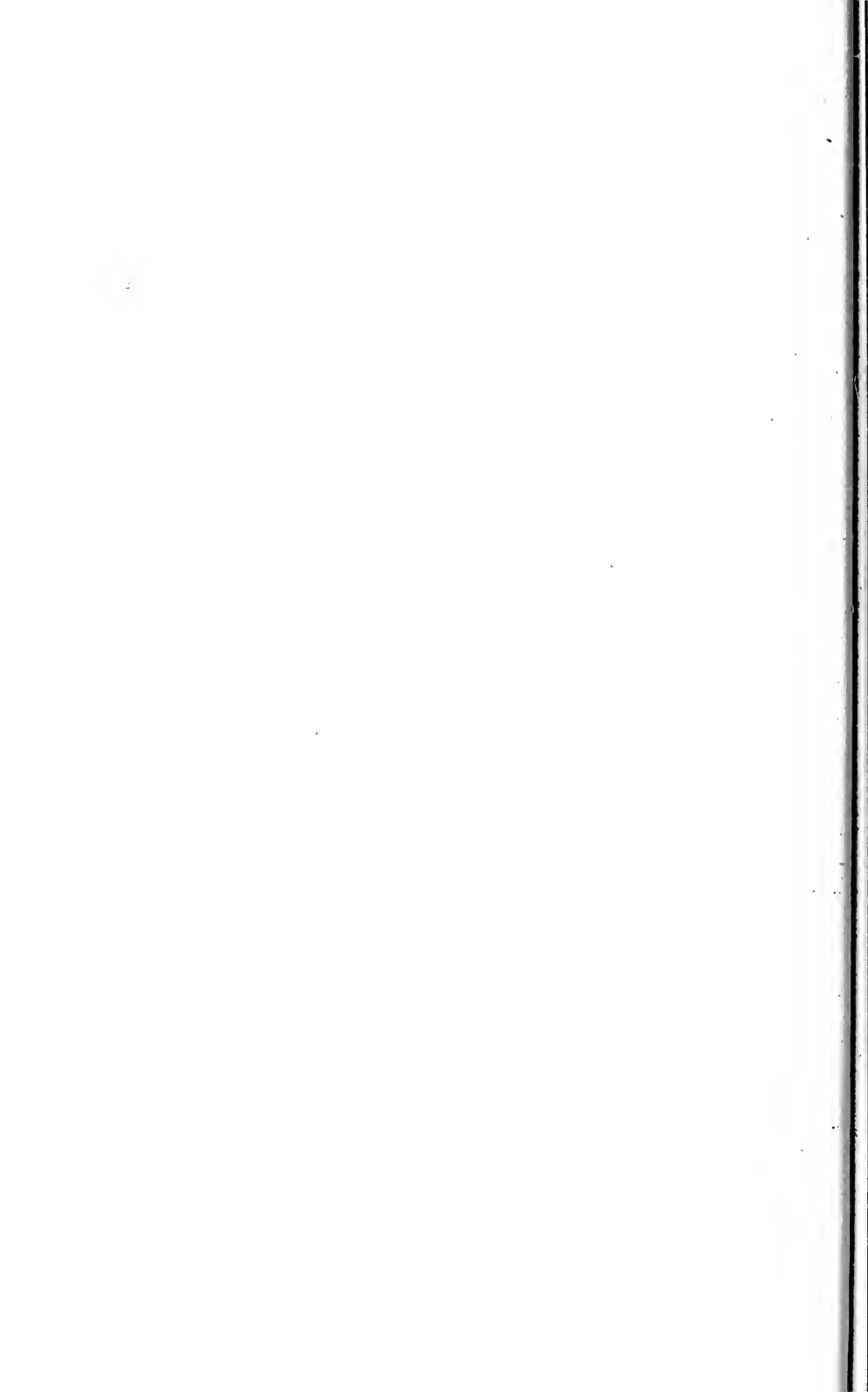
De Massin, sc.

Fig. 127 to 132: *Urodinychus krameri*. -- Fig. 133 to 140: *Urodiscella advena*. -- Fig. 141 to 144: *Rnagidia gigas* var. *longipes*. --

Fig. 145: *Rhyncholephus* sp.











2593

MBL WHOI LIBRARY



WH 17NU 0

